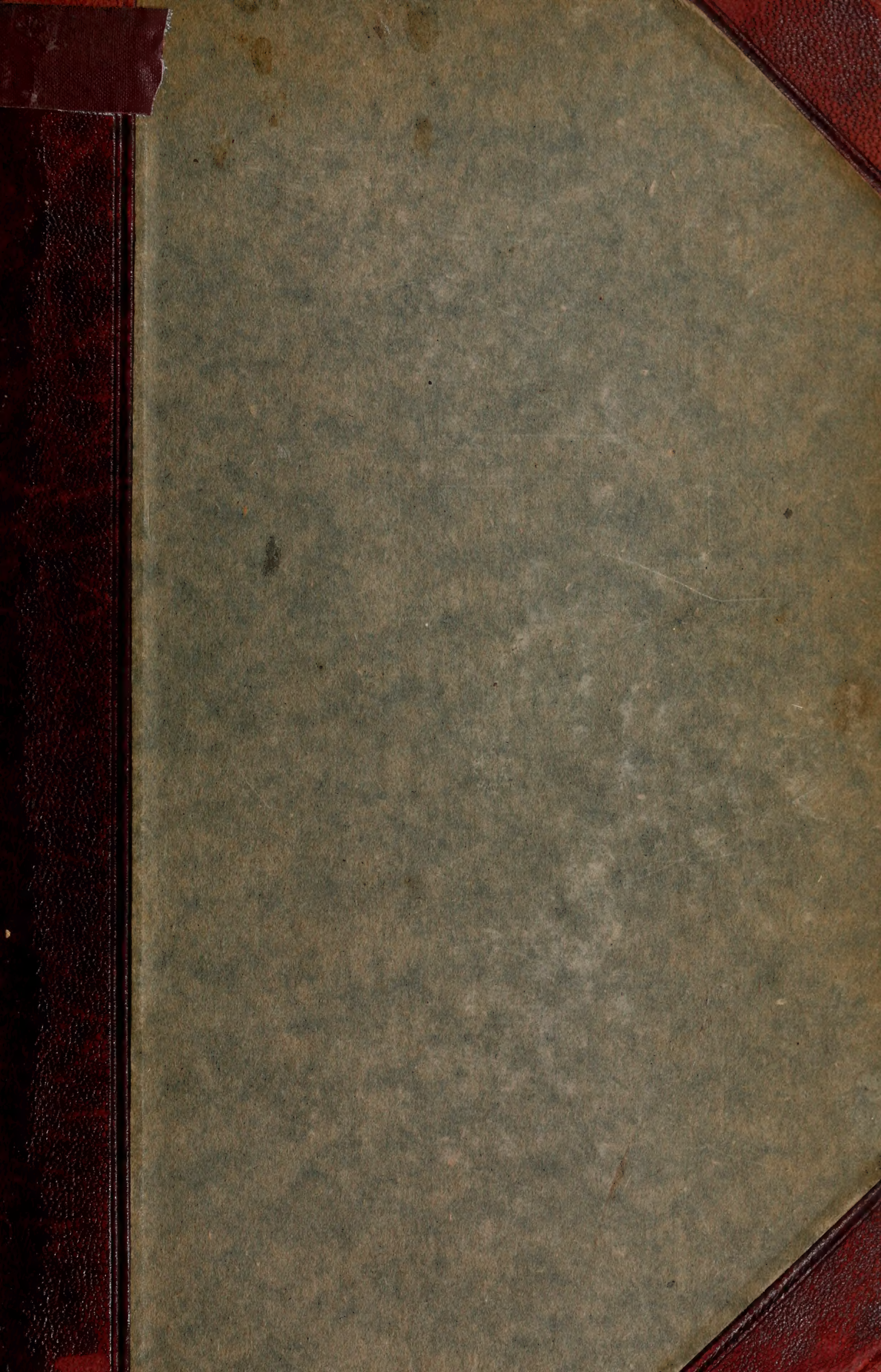






HANDBUCH
DER
MORPHOLOGIE
DER WIRBELLOSEN TIERE

BEARBEITET VON

Dr. CARL BÖRNER, Naumburg a. S.; Prof. E. BUGNION, Blonay s. Vevey; Dr. MARIE DAIBER, Zürich; Prof. W. GIESBRECHT †, Neapel; Prof. E. A. GÖLDI †, Bern; Prof. VALENTIN HAECKER, Halle a. S.; Prof. KARL HESCHELER, Zürich; Prof. ARNOLD LANG †, Zürich; Prof. M. LÜHE †, Königsberg; Prof. O. MAAS †, München; Dr. S. TSCHULOK, Zürich und Prof. J. WILHELMI, Berlin-Dahlem

HERAUSGEGEBEN VON

ARNOLD LANG †
ZÜRICH

FORTGEFÜHRT VON

KARL HESCHELER
ZÜRICH

ZWEITE BEZW. DRITTE AUFLAGE
VON ARNOLD LANG'S LEHRBUCH DER VERGLEICHENDEN ANATOMIE DER WIRBELLOSEN TIERE.

VIERTER BAND. ARTHROPODA

MIT 646 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1921



Inhaltsverzeichnis.

Arthropoda, Gliederfüßler.

III. Kreis der Metazoa. Coelomaria Haeckel.

Cölomtiere. Tiere mit eigenwandigem Cölom.

I. Unterkreis: **Articulata,** Gliedertiere.

6. Stamm der Metazoen: Arthropoda, Gliederfüßler.

Bilateral symmetrische Articulata mit cuticularem, chitinigem Hautskelett, gegliedertem Körperstamm und gegliederten, paarigen Extremitäten an allen oder an einer Anzahl von Segmenten. Mit Gehirn, Schlundkonnektiven und gegliedertem Bauchmark. Mit über dem Darm liegendem, von paarigen, segmental angeordneten Spaltöffnungen (Ostien) durchbohrtem Herzen. Kein geschlossenes Gefäßsystem. Zirkulation nur zum Teil in eigenwandigen Gefäßen (Arterien), großenteils in Lakunen und Venensinussen, die Teile der Leibeshöhle sind. Letztere ein gemischter Körperhohlraum (Mixocöl). Muskulatur quergestreift (ausgenommen bei den Protracheaten). Getrennt geschlechtlich, mit einem Paar Geschlechtsdrüsen und ursprünglich paarigen Ausführungsgängen derselben.

I. Unterstamm oder Subphylum: **Arthropoda branchiata,** Kiemenatmer. Wassertiere. Hautatmung oder Atmung durch Kiemen.
- I. Hauptklasse: **Eubranchiata.**
  - I. Klasse: **Trilobita.**
  - II. Klasse: **Crustacea.**
- II. Hauptklasse: **Merostomata.**

II. Unterstamm oder Subphylum: **Arthropoda pulmonata,** Lungenatmer. Landtiere. Atmung durch Lungen oder durch Röhrentracheen.
- III. Hauptklasse: **Arachnoidea.**

III. Unterstamm oder Subphylum: **Arthropoda tracheata,** Tracheenatmer. Landbewohner. Atmung durch Röhrentracheen.
- IV. Hauptklasse: **Protracheata.**
- V. Hauptklasse: **Antennata (Myriapoda et Hexapoda).**
  - I. Klasse: **Progoneata.**
  - II. Klasse: **Opisthogoneata.**

Erster Anhang zum Stamme der Arthropoden: **Pantopoda.**
Zweiter Anhang zum Stamme der Arthropoden: **Tardigrada.**

I. Unterstamm oder Subphylum: **Arthropoda branchiata.**

I. Hauptklasse: **Eubranchiata.**

I. Klasse: **Trilobita.**

Von

Dr. **Marie Daiber,** Zürich.

Mit 7 Figuren im Text.

Gänzlich ausgestorbene, auf das palaeozoische Zeitalter beschränkte Gliedertiere. Der Körperstamm besteht aus Kopfschild, Brust und Schwanzschild. Ein Paar Antennen vor dem Mund. Sämtliche Segmente, mit Ausnahme des letzten, mit Gliedmaßen ausgerüstet. Sämtliche Gliedmaßen mit Ausnahme des vordersten Paares Spaltbeine.

Körperstamm (Fig. 1). Das Integument der Oberseite ist hart; die Unterseite weichhäutig. Der Körperstamm zerfällt in 3 Abschnitte, Kopfschild (Cranidium), Brust und Schwanzschild (Pygidium). Durch zwei annähernd parallele Rückenfurchen zerfällt jeder dieser Abschnitte, besonders deutlich aber die Brust, in ein gewölbtes Mittelfeld (Rhachis) und zwei Seitenfelder (Pleuren). Das Kopfschild ist unsegmentiert, halbkreis- oder halbmondförmig, mit der Rundung nach vorn und trägt gewöhnlich zwei große zusammengesetzte Augen. Bei einzelnen Gattungen kommen einfache Augen, Ocellen, vor.

Einer Reihe von Gattungen fehlen die Augen (Agnostus); bei anderen kommen sie nur den Jugendstadien zu (Trinucleus). Bei Harpes sind jederseits 2 Ocellen vorhanden. Die zusammengesetzten Augen zeigen mit Bezug auf Größe und Facettenzahl (14 [Phacops volborthi] bis 12000 [Asaphus nobilis] und mehr) weitgehende Verschiedenheiten. Ob gewisse, auf dem Hypostoma sich findende, als „Maculae" beschriebene Bildungen als Augen zu betrachten sind, scheint nicht sicher entschieden.

(Der zwischen den Rückenfurchen liegende, zur Rhachis gehörige Teil des Kopfschildes [Fig. 2] ist meist stärker vorgewölbt und heißt Glabella [Mesotergit]. An demselben können Reste der Segmentgrenzen in Form von Querfurchen sichtbar sein. Die seitlich von der Glabella liegenden Teile des Cranidiums [Pleurotergite] werden als Wangen bezeichnet. Dieselben zerfallen durch die sogenannte Gesichtsnaht jederseits in die unbeweglich mit der Glabella verbundenen „festen Wangen" und

die seitlich daran anschließenden, mit dem übrigen Kopfschild wahrscheinlich artikulierenden „freien Wangen". Auf letzteren, unmittelbar neben der Gesichtsnaht, erheben sich die Augen, meist auf kleinen Vorwölbungen, die in gewissen Fällen stielförmig ausgezogen erscheinen [Asaphus]).

Die Brust besteht aus einer wechselnden (meist ziemlich beträchtlichen) Anzahl frei beweglicher Segmente. Das Schwanzschild erscheint aus einer verschiedenen Anzahl mehr oder weniger verschmolzener Segmente zusammengesetzt.

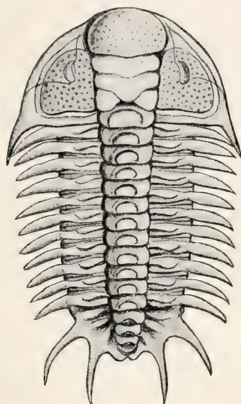


Fig. 1.

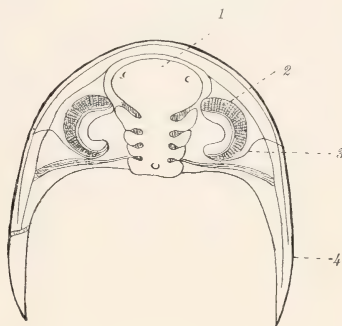


Fig. 2.

Fig. 1. **Cheirurus quenstedtii,** von der Rückenseite. Nach BARRANDE 1852.
Fig. 2. **Kopfschild von Dalmania hausmanni.** *1* Glabella, *2* Auge, *3* Gesichtsnaht, *4* Wangenstachel. Nach ZITTEL 1910.

Die Zahl der zur Ausbildung gelangenden Brustsegmente schwankt zwischen 2 (Agnostus) und 29 (Harpes), und scheint in einem bestimmten, und zwar in umgekehrtem Verhältnis zu stehen zu der Größe des Pygidiums. So besitzt Agnostus 2 Brustsegmente und 3—4 Schwanzsegmente, Harpes 29 Brustsegmente und 4 Schwanzsegmente, Trinucleus 6 Brust- und 10 Schwanzsegmente usw.

Fast alle (oder alle?) Trilobiten vermochten ihren Körper nach Art der Asseln so einzurollen, daß Vorderrand des Kopfschildes und Hinterrand des Schwanzschildes sich berührten (Fig. 3).

Gliedmaßen (Fig. 4). Sie sind in sehr seltenen Fällen erhalten und zuerst namentlich durch die Untersuchungen von WALCOTT (1881) näher bekannt geworden. Es sind gegliederte, schlanke Füße, die sich in ziemlich gleicher Gestalt vom Kopfschild bis zum Ende des Schwanzschildes segmentweise wiederholen. Unter dem Kopfschild finden sich 4 Paar als Kieferfüße bezeichnete Gliedmaßen, von denen das hinterste stärker als die übrigen entwickelt ist, das vorderste hinter der Oberlippe sich inseriert. Die Gliedmaßen des Rumpfes und des Pygidiums sind Spaltbeine mit längerem Endopoditen und kürzerem Exopoditen und mit in 2

Gabeläste geteilten, faden- oder bandförmigen, einfachen oder spiralig gedrehten Epipodialanhängen am Basalglied, die wohl mit Sicherheit als Kiemen zu deuten sind. Diese Kiemen scheinen auch an den Gliedmaßen des Pygidiums, aber in verkümmertem Zustande, vorzukommen. Wichtige weitere Auf-



Fig. 3.

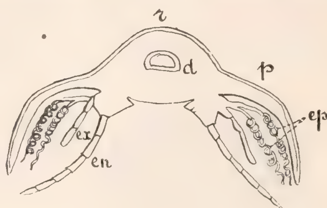


Fig. 4.

Fig. 3. **Phacops latifrons** BRONN. Nach ZITTEL 1910.

Fig. 4. **Restauriertes Rumpfsegment eines Trilobiten,** im Querschnitt. *en* Endopodit, *ep* Epipodialanhänge, *ex* Exopodit, *p* Pleuren *r* Rhachis. Nach WALCOTT 1881.

schlüsse ergaben die in neuerer Zeit, besonders von C. E. BEECHER, genauer untersuchten, ausgezeichnet erhaltenen Exemplare von Triarthrus becki GREEN (Fig. 5). Es sind Antennen vorhanden. Dieselben liegen vor dem Mund und bestehen aus einer einzigen Gliederreihe. Sie sind lang und schlank und ragen über das Kopfschild vor. Die übrigen vier, hinter dem Mund folgenden Gliedmaßen des Kopfes sowie diejenigen der Brust und des Pygidiums sind typische Spaltbeine. Das letzte Segment ist gliedmaßenlos und trägt die Afteröffnung. Ein jedes solches Spaltbein (Fig. 6) besteht aus einem Stamm (Protopodit), einem 6-gliedrigen Innen-

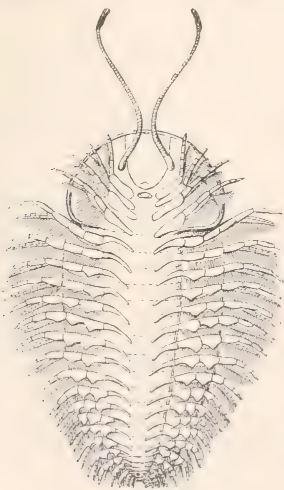


Fig. 5.

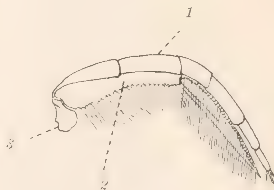


Fig. 6.

Fig. 5. **Thriarthrus becki** GREEN, von der Ventralseite, mit Antennen und Spaltfüßen. Nach BEECHER aus BOAS 1906.

Fig. 6. **Spaltbein des 3. Brustsegmentes von Triarthrus becki** GREEN, von der Dorsalseite. *1* Endopodit, *2* Exopodit, *3* Protopodit. Nach BEECHER 1893.

ast (Endopodit) und einem nahezu gleich langen, vielgliedrigen Außenast (Exopodit). Im Bereich der Kopfgliedmaßen steht der an seinem proximalen Rande verbreiterte und gezähnte Protopodit im Dienste der Kaufunktion. Der Exopodit sämtlicher Spaltbeine ist an seinem hinteren Rande mit zarten Fäden besetzt. An den vorderen Rumpfbeinen sind die einzelnen Glieder des Endopoditen von zylindrischer Form, in der hinteren Körperregion sind sie breit und flach, mehr oder weniger blattförmig. Aus der verschiedenen Gestaltung von Exo- und Endopodit kann geschlossen werden, daß in der vorderen Rumpfregion der Endopodit vorwiegend als Kriechbein diente, während der Exopodit beim Schwimmen Verwendung fand. Den feinen Anhängen des letzteren hat man — zusammen mit dem zarten Integument der Unterseite — außerdem respiratorische Funktion zugeschrieben. In der hinteren Körperregion werden auch die Endopoditen mit ihren breiten, flachen, zum Teil sich überdeckenden Gliedern der Schwimmfunktion gedient haben. (Der Protopodit ist bei Triarthrus eingliedrig; bei Ptychoparia soll derselbe aus 3 Gliedern bestehen.)

Der Darmkanal der Trilobiten durchzieht den Körper in gestrecktem Verlauf bis zum Ende des Schwanzschildes. Vor dem Munde findet sich am unteren und vorderen Umschlagsrand des Kopfschildes ein Schalenstück, das man als Hypostoma (Oberlippe) bezeichnet.

Man hat von einigen Trilobitenarten ziemlich vollständige Reihen von sukzessiven Entwickelungs-(Larven-)stadien kennen gelernt. Auf den jüngsten Stadien ist das Kopfschild vorhanden, der Rumpf aber noch unvollständig. Die Entwickelung des letzteren geschieht meist so, daß das Pygidium der Brust voraneilt, und daß sich immer neue Brustsegmente am Vorderende des Pygidiums differenzieren. Mit anderen Worten, es differenziert sich die Brust von vorn nach hinten. Eine typische Larvenform, die Protaspislarve (Fig. 7) läßt auf frühen Stadien (a) ein aus

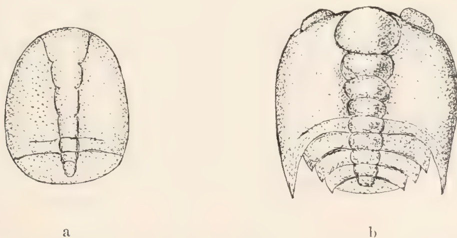


Fig. 7. **Larvenstadien von Trilobiten.** a Ptychoparia linnarssoni WALCOTT. b Dalmanites socialis BARR. Nach MATTHEW aus BEECHER 1895.

5 verschmolzenen Segmenten bestehendes Kopfschild und einen kleinen, 2—3 Segmente aufweisenden Abdominalteil erkennen. Von Augen ist auf der Dorsalseite in diesem Stadium nichts wahrzunehmen.

(Der Verlauf der ontogenetischen Entwickelung zeigt, so weit bis jetzt bekannt geworden, bei allen Formen, seien es primitive oder hoch spezialisierte, große Uebereinstimmung. Man darf annehmen, daß ein

Zusammenhang besteht zwischen dieser Einförmigkeit der Entwickelung und der Tatsache, daß weder festsitzende, noch parasitische, noch Land- und Süßwasserformen unter den Trilobiten gefunden worden sind. Derartig veränderte Lebensbedingungen hätten wohl sicher auf den Verlauf der Ontogenie modifizierend eingewirkt.)

Das die Trilobiten betreffende Beobachtungsmaterial zeigt 1) daß dieselben Arthropoden sind und 2) daß sie mit den Crustaceen am nächsten verwandt sind. Für die Crustaceennatur spricht die Tatsache, daß die Rumpfbeine gabelästig sind und Epipodialanhänge tragen können. Nachdem sodann bei Triarthrus vor dem Mund gelegene, dem vorderen Antennenpaar der Krebse entsprechende Gliedmaßen bekannt geworden sind, lassen sich die 5 Kopfgliedmaßen ungezwungen auf die 5 Kopfgliedmaßen der Krebse beziehen. Es ist auch versucht worden, einen näheren Vergleich mit bestimmten Krebsordnungen durchzuführen. Mit Malakostraken können die Trilobiten nicht verglichen werden in Anbetracht der verschiedenartigen Gliederung des Körpers und der nicht konstanten, mit derjenigen der Malakostraken nicht übereinstimmenden Zahl der Leibessegmente.

Dem Vergleich mit Entomostraken stehen in dieser Hinsicht keine Schwierigkeiten im Wege und von manchen Forschern werden die Trilobiten als „Ordnung“ der Entomostraken der Klasse der Crustaceen einverleibt. Wenn hierbei speziell auf die Aehnlichkeit der Gliedmaßen der Trilobiten mit denjenigen der Phyllopoden hingewiesen wird, so ist zuzugeben, daß namentlich die Extremitäten der hinteren Körperregion von Triarthrus mit ihren vergrößerten, blattförmigen Endopoditgliedern bis zu einem gewissen Grad an die Blattbeine der Phyllopoden erinnern. Doch geht es nicht an, diese Endopoditglieder mit den Enditen des typischen Blattbeines zu vergleichen oder die Blattbeine selbst als modifizierte Spaltbeine zu betrachten. Nach den Ergebnissen der vergleichenden Erforschung der Crustaceen-Gliedmaßen (s. a. „Crustacea“, dieses Handbuch) ist vielmehr das Blattbein die ursprüngliche, auf das Annelidenparapodium zu beziehende Crustaceengliedmaße und das Spaltbein erst sekundär aus diesem hervorgegangen. Die Phyllopoden würden sich also in dieser Hinsicht primitiver verhalten als die schon mit typischen Spaltbeinen ausgerüsteten Trilobiten, ein Grund mehr, von einer direkten Einreihung der Trilobiten in die Reihe der Crustaceenordnungen abzusehen.

Die Trilobiten waren Meeresbewohner. Agnostus (mit nur 2 Brustsegmenten; Augen fehlen), Harpes (mit Ocellen), Trinucleus (zusammengesetzte Augen fehlen; Jugendstadien besitzen Ocellen). — Conocoryphe (= Conocephalites Barrande), Olenus, Paradoxides, Ptychoparia, Triarthrus, Asaphus, Proëtus, Bronteus, Lichas, Acidaspis. — Eucrinurus, Calymene, Cheirurus Phacops.

Für die Klassifikation der Trilobiten ist der Verlauf der Gesichtsnähte und die damit in Zusammenhang stehende verschiedene Lage der freien Wangen von Bedeutung, weil mit Bezug auf diese Verhältnisse phylogenetische und ontogenetische Entwickelung parallel gehen. Beecher teilt danach die Trilobiten in die 3 Ordnungen der Hypoparia (Fam. Agnostidae, Harpedidae, Trinucleidae), Opisthoparia (Fam. Conocoryphidae, Olenidae usw.) und Proparia (Fam. Eucrinuridae, Calymenidae usw.).

Wie im Verlauf der ontogenetischen Entwickelung die Augen und die sie tragenden freien Wangen von einer ursprünglich ventralen Lage aus allmählich an den Rand des Kopfschildes und sodann auf dessen Dorsalseite nach hinten rücken, so erscheinen auch bei der niedrig stehenden Gruppe der Hypoparia die freien Wangen auf die Ventralseite beschränkt oder höchstens als schmaler Rand auf der Oberseite sichtbar. Die höher stehenden Pro- und Opisthoparia dagegen zeigen dorsal gelagerte, meist große freie Wangen. Bei den Proparia verläuft die Gesichtsnaht (Sutura facialis), welche die freien Wangen begrenzt, vom Seitenrande (Fig. 1) oder von der Hinterecke des Kopfschildes aus nach vorn; bei den Opisthoparia dagegen nimmt dieselbe am Hinterrande ihren Ursprung, so daß bei diesen Formen die Hinterecken des Kopfschildes von den freien Wangen gebildet werden.

(Die aus kohlensaurem und phosphorsaurem Kalk bestehende Schale der Trilobiten erscheint bei gutem Erhaltungszustand häufig von feinen Porenkanälen durchbohrt. Nach neueren Untersuchungen sollen in sonst einheitlichen Gruppen parallel zu den Formen mit poröser Schale stets auch solche mit dichter Schalenstruktur vorkommen.)

Wichtigste Literatur.

Zur allgemeinen Orientierung.

1895. ***Bernard, F.,*** *Eléments de Paléontologie. Paris 1895.*

1909. ***Stromer v. Reichenbach, E.,*** *Lehrbuch der Paläozoologie. I. Wirbellose Tiere. Leipzig u. Berlin.*

1909. ***Woods, H.,*** *Trilobites. The Cambridge Nat. Hist., Vol. 4.*

1881—1885. ***v. Zittel, K.,*** *Handbuch der Paläontologie, Abt. 1, Bd. 2. Mollusca und Arthropoda. München u. Leipzig.*

1910. — Grundzüge der Paläontologie. I. Invertebrata. München u. Berlin. (Neubearbeitet von F. Broili.)

1843. ***Burmeister, H.,*** *Die Organisation der Trilobiten. Berlin.*

1849—1864. ***Salter, J.,*** *British organic remains. Trilobites. Mem. Geol. Surv. Unit. Kingd. Decad. II, VII, XI.*

1852. ***Barrande, J.,*** *Système silurien du centre de la Bohème, Vol. 1. Prag. Supplement 1874.*

1857. ***Nieszkowski, J.,*** *Versuch einer Monographie der in den silurischen Schichten der Ostseeprovinzen vorkommenden Trilobiten. Arch. Nat. Liv.-Ehst.-Kurland, Ser. (1), Bd. 1.*

1864—1883. ***Salter, J.,*** *A monograph of British Trilobites. Palaeontograph. Soc.*

1870. ***Woodward, H.,*** *Notes on the palpus and other appendages of Asaphus. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. 26.*

1881. ***Schmidt, Fr.,*** *Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten, I. Mém. Ac. imp. St. Pétersbourg, (7) T. 30.*

1881. ***Walcott, C.,*** *The Trilobite. New and old evidence relating to its organisation. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge Mass., Vol. 8.*

(1881. ***Milne-Edwards, A.,*** *Résumé des recherches de Walcott relatives à la structure des Trilobites. Ann. Sc. nat., (6) T. 12.)*

1889. ***Clarke, J.,*** *The structure and development of the visual area in the Trilobite Phacops rana Green. Journ. Morph., Vol. 2.*

1891. ***Walcott, C.,*** *The fauna of the lower Cambrian or Olenellus zone. 10th ann. Rep. U. St. geol. Surv. Washington.*

1892. ***Pompeckj, J.,*** *Bemerkungen über das Einrollungsvermögen der Trilobiten. Jahresh. Ver. vaterl. Naturkunde Württemberg.*

1893. ***Beecher, C.,*** *On the thoracic legs of Triarthrus. Amer. Journ. Sc., (3) Vol. 46.*

1893. — Larval forms of Trilobites from the lower Helderberg group. Ibid.

1893. — A larval form of Triarthrus. Ibid.

1893. **Matthew, W.**, *On antennae and other appendages of Triarthrus beckii. Ibid.*
1894. **Beecher, C.**, *The appendages of the pygidium of Triarthrus. Ibid., Vol. 47.*
1894. **Bernard, H.**, *The systematic position of the Trilobites. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. 50.*
1895. **Beecher, C.**, *The larval stages of Trilobites. Amer. Geol., Vol. 16.*
1895. **Bernard, H.**, *Notes on the systematic position of the Trilobites. Quart. Journ. Geol. Soc., Vol. 51.*
1895. — *The zoological position of the Trilobites. Sc. Progress, Vol. 4.*
1896. **Beecher, C.**, *The morphology of Triarthrus. Amer. Journ. Sc., (4) Vol. 1.*
1897. — *Outline of a natural classification of the Trilobites. Amer. Journ. Sc., (4) Vol. 3.*
1897. **Kingsley, J.**, *The systematic position of the Trilobites. Amer. Geol., Vol. 20.*
1898. **Cowper Reed, F.**, *Blind Trilobites. Geol. Mag., (4) Vol. 5.*
1898—1901. **Schmidt, F.**, *Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten, I u. II. Mém. Ac. Sc. St. Pétersbourg, (8) T. 6 u. 12.*
1901. **Jaekel, O.**, *Beiträge zur Beurteilung der Trilobiten. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 53.*
1901. **Lindström, G.**, *Researches on the visual organs of the Trilobites. K. Svensk. Vetensk. Ak. Handl., Vol. 34.*
1902. **Beecher, C.**, *The ventral integument of Trilobites. Amer. Journ. Sc., (4) Vol. 13.*
1902. **Jaekel, O.**, *Bemerkungen über den Beinbau der Trilobiten. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 54.*
1903. **Spencer, W.**, *The hypostomic eyes of Trilobites. Geol. Mag., (4) Vol. 10.*
1906. **Lorenz, Th.**, *Beiträge zur Geologie und Paläontologie Ostasiens, II. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 58. (Untersuchungen über die Struktur der Trilobitenschale.)*
1909. **Dollo, L.**, *La paléontologie étologique. Bull. Soc. belge Géol., T. 23.*
1909. **Jaekel, O.**, *Ueber die Agnostiden. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., Bd. 61.*
1910. **Walcott, C.**, *Cambrian Geology and Paleontology. No. 6. Olenellus and other Genera of the Mesonacidae. Smithsonian Miscell. Collect., Vol. 53.*
1911. **v. Staff, H.**, *und* **H. Reck**, *Ueber die Lebensweise der Trilobiten. Sitz.-Ber. nat. Fr. Berlin.*
1912. **Walcott, C.**, *Cambrian Geology and Paleontology, II. No. 6. Middle Cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita and Merostomata. Smithsonian Miscell. Collect., Vol. 57.*

II. Klasse: **Crustacea.**

Von

Prof. Dr. **W. Giesbrecht,** Neapel.

Mit 356 Figuren im Text.

Systematischer Ueberblick.

Die Crustaceen sind eubranchiate Arthropoden, deren Körperstamm aus einem fast niemals segmentierten Kopf und einem aus Metameren von sehr verschiedener Zahl zusammengesetzten und meistens in zwei Abschnitte geteilten Rumpf besteht; sämtliche Metamere des Körperstammes (mit Ausnahme des hintersten) können Gliedmaßen tragen, die je nach ihrer Funktion in sehr verschiedenem Grade differenziert sind; von ihnen gehören 6 Paare zum Kopf und die beiden vordersten zu dessen präoralem Teil.

Wir unterscheiden die 16 unten diagnostizierten Unterordnungen und verteilen sie nach hergebrachter Weise auf die Ordnungen der *Entomostraca* (sogenannte niedere Krebse) und *Malacostraca* (höhere Krebse), zwischen die wir jedoch die kleine Gruppe der Leptostraca als besondere Ordnung: *Phyllostraca* einschalten. Unter *Podophthalma* verstehen wir alle Krebse mit gestielten Komplexaugen. Von den zahlreichen Gattungen werden hier nur die in den morphologischen Kapiteln genannten angeführt.

1. Ordnung: **Entomostraca.**

Rumpf aus sehr vielen bis sehr wenigen Metameren bestehend, zuweilen nicht segmentiert; Grenze zwischen dem vorderen und dem hinteren Rumpfabschnitt an wechselnden Stellen gelegen und oft undeutlich. Hinterstes Rumpfsegment mit Furca. Mündungen der Genitalorgane in verschiedenen Rumpfmetameren.

1. Unterordnung: **Phyllopoda.**

Rumpf aus vielen Segmenten bestehend, mit zahlreichen Paaren von blattförmigen Schwimmbeinen. Augen zuweilen gestielt. Kopfgliedmaßen zwar vollzählig, aber klein, nur die Antenne zuweilen zweiästig. Entweder mit Rückenschild (*Notostraca*: Apus, Lepidurus Fig. 1) oder mit zweiklappiger Schale (*Conchostraca*: Estheria, Eulimnadia, Limnadia Fig. 2, Limnetis), oder ohne beides (*Anostraca*: Artemia, Branchinecta Fig. 3, Branchipus, Polyartemia).

2. Unterordnung: **Cladocera.**

Rumpf in wenige Segmente und oft undeutlich gegliedert, meistens mit zweiklappiger Schale, aus welcher der Kopf herausragt. Antenne ein Ruderorgan, die übrigen Kopfgliedmaßen klein und einfach; 2. Maxille rudimentär, meist fehlend. 4—6 Rumpfbeine, nach deren Zahl und Form die Cladocera geteilt werden in: *Ctenopoda* (Daphnella, Holopedium, Latona, Penilia, Sida), *Anomopoda* (Acantholeberis, Bosmina, Chydorus, Daphnia Fig. 4, 229, Lynceus, Macrothrix, Moina, Pleuroxus, Saycia, Simocephalus, *Onychopoda* (Bythotrephes, Cercopagis Fig. 6, Evadne Fig. 5, Podon, Polyphemus), und *Haplopoda* (Leptodora Fig. 7).

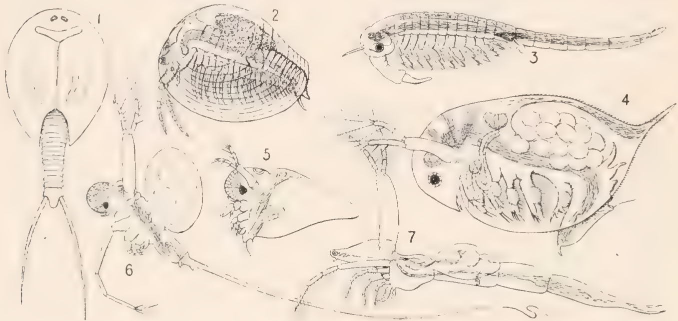


Fig. 1. **Lepidurus.** Fig. 2. **Limnadia** ♀. Fig. 3. **Branchinecta** ♂. Fig. 4. **Daphnia** ♀. Fig. 5. **Evadne** ♂. Fig. 6. **Cercopagis** ♀. Fig. 7. **Leptodora** ♀. 1—6 nach Sars, 7 nach Weismann.

3. Unterordnung: **Ostracoda.**

Körper nicht segmentiert, von einer zweiklappigen Schale vollständig eingeschlossen. Mit vollzähligen, gut ausgebildeten Kopfgliedmaßen, aber nur 2 Paar Rumpfbeinen. — *Myodocopa* mit Conchöcia, Cylindroleberis, Cypridina (Fig. 257), Eumonopia, Gigantocypris, Halocypris, Polycope, Pyrocypris; *Podocopa* mit Bairdia, Candona, Cypris (Fig. 13), Cythere, Cytherella, Notodromas.

4. Unterordnung: **Cirripedia.**

Körper in ein verkalktes oder häutiges Gehäuse oder Mantel eingeschlossen, meist undeutlich oder gar nicht segmentiert, mit dem Kopfende an die Unterlage geheftet oder durch Haftscheiben oder wurzelartige Fortsätze am Wirt befestigt. Kopfgliedmaßen klein, rudimentär oder fehlend. 6 Paar Rumpfbeine mit cirrenartigen Spaltästen, die den Parasiten fehlen können. Festsitzend: *Thoracica pedunculata* mit Alepas, Ibla, Lepas (Fig. 11, 42 B), Poecilasma, Pollicipes, Scalpellum und *Th. operculata* mit Balanus (Fig. 10, 42 A), Verruca. *Abdominalia* (in Kalkschalen von Mollusken eingebohrt) mit Alcippe, Cryptophialus, Lithoglyphus; *Apoda* mit Proteolepas; *Ascothoracica* (in Anthozoen und Echinodermen)

mit Dendrogaster, Laura, Petrarca; *Rhizocephala* (Parasiten von Decapoden) mit Clistosaccus, Duplorbis, Peltogaster, Sacculina (Fig. 43), Sylon, Thompsonia.

5. Unterordnung: **Branchiura.**

Fischparasiten mit dorsalem Schild; Rumpf aus wenigen Segmenten bestehend, mit 4 Paar Schwimmbeinen; Kopfgliedmaßen meistens Klammer- und Stechorgane. — Argulus (Fig. 12), Dolops.

6. Unterordnung: **Copepoda.**

Rumpf der schwimmfähigen Arten scharf segmentiert, in Vorder- und Hinterrumpf abgeteilt. Kopfgliedmaßen reich gegliedert; das 1. Rumpfbein ist ein Maxilliped, die folgenden 4—5 Paare Schwimmbeine. Hinterrumpf ohne Gliedmaßen bei den *Gymnoplea* (Acartia, Calanus Fig. 9, 135, Centropages, Diaptomus, Eucalanus, Haloptilus, Lucicutia, Metridia, Pleuromamma, Pontella, Scolecithrix), oder mit 1—2 rudimentären Beinpaaren bei den *Podoplea* (Misophria — Cantocamptus, Cyclops, Harpacticus Fig. 8, Miracia, Oniscidium, Peltidium). An die Podoplea schließen sich Halb- und Ganz-Parasiten: Asterocheres, Cancerilla — Aplostoma, Ascidicola, Doropygus, Enterognathus, Enterocola, Notodelphys, Synapticola — Monstrilla (Fig. 329) — Copilia, Corycaeus, Lichomolgus, Oncaea, Pachysoma, Sapphirina — Caligus, Lernaea (Fig. 322) — Chondracanthus, Dichelestium, Lernaeascus (Fig. 275, 276), Lernanthropus, Mytilicola, Philichthys — Choniostoma — Achtheres, Basanistes, Brachiella, Lernaeopoda, Tracheliastes.

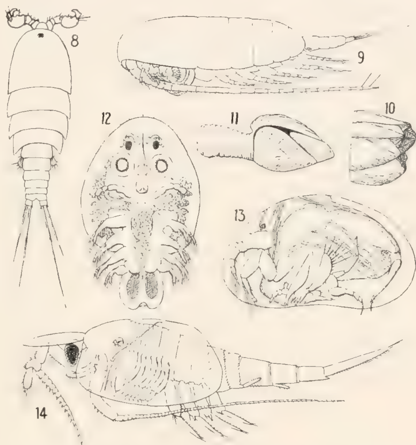


Fig. 8. **Harpacticus** ♂, nach SARS. Fig. 9. **Calanus** ♀, nach SARS. Fig. 10. **Balanus**. Fig. 11. **Lepas**. Fig. 12. **Argulus**, nach CLAUS. Fig. 13. **Cypris**, nach VÁVRA. Fig. 14. **Nebalia** ♂, nach CLAUS.

2. Ordnung: **Phyllostraca.**

Rumpf aus 16 miteinander artikulierenden Metameren (Segmenten) bestehend, zwischen dem 8. und 9. Metamer in Thorax und Pleon abgeteilt. Hinterstes Rumpfsegment mit Furca. Mündungen der weiblichen Genitalorgane im 6., der männlichen im 8. Thoracomer.

Einzige Unterordnung: **Leptostraca.**

Kopf und Thorax von einer zweiklappigen Schale eingeschlossen. Augen gestielt. 8 Paar flache, lappige, einander ähnliche Thoracopodien; 4 Paar zweiästige und 2 Paar einästige Pleopodien. — Nebalia (Fig. 14, 223), Nebaliopsis.

3. Ordnung: **Malacostraca.**

Rumpf aus 15 Metameren bestehend (die meistens zu einer geringeren Zahl von Segmenten verschmelzen), zwischen dem 8. und 9. Metamer in Thorax und Pleon abgeteilt. Hinterstes Rumpfsegment (Telson) ohne Furca, zuweilen nicht selbständig, fehlend. Mündungen der weiblichen Genitalorgane im 6., der männlichen im 8. Thoracomer.

1. Abteilung: **Arthrostraca.**

Kopf höchstens mit den beiden vordersten Thoracomeren zum Cephalothorax verschmolzen, ohne Rückenschild. Augen meistens ungestielt (sitzend).

1. Unterordnung: **Anisopoda.**

Kopf mit Thoracomer 1 und 2 verschmolzen, mit Epimeren; meistens 6 Pleonsegmente. 1. Thoracopod ist ein Maxilliped, das 2. ein Cheliped; Thoracopod 2 und 3 bisweilen mit, die übrigen ohne Exopodit: Weibchen mit Brutplatten. — Anarthrura, Apseudes (Fig. 15), Leptochelia, Heterotanais, Tanais.

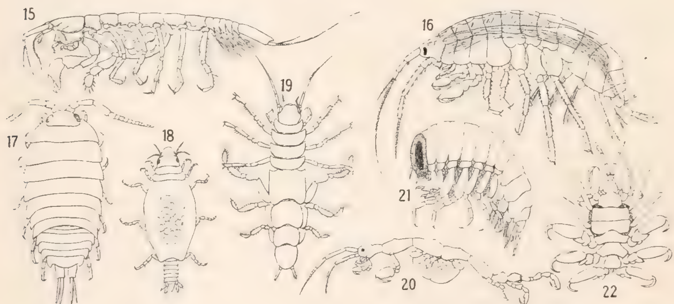


Fig. 15. **Apseudes** ♀. Fig. 16. **Gammarus** ♂. Fig. 17. **Ligia** ♀. Fig. 18. **Gnathia** ♀. Fig. 19. **Desmosoma** ♀. Fig. 20. **Caprella** ♀. Fig. 21. **Hyperia** ♀. Fig. 22. **Cyamus** ♀. Alle Figuren nach Sars.

2. Unterordnung: **Isopoda.**

Kopf mit Thoracomer 1 verschmolzen; Zahl der Pleonsegmente zwischen 1 und 7. Antennulen ohne Nebengeißel. 1. Thoracopod ist ein Maxilliped; Thoracopod 1—8 ohne Exopodit; Weibchen mit Brutplatten. Pleopod 1—5 sind oft Respirationsorgane. — *Flabellifera* mit Aega, Anilocra, Anthura, Anuropus, Bathynomus, Cirolana, Conilera, Cymothoe, Gnathia (Fig. 18), Limnoria, Paranthura, Serolis, Sphaeroma, Vireia; *Valvifera* mit

Arcturus. Glyptonotus, Idotea; *Asellota* mit Asellus, Desmosoma (Fig. 19), Jaera, Mancasellus, Munnopsis; *Oniscoidea* mit Armadillidium, Ligia (Fig. 17), Oniscus, Porcellio, Trichoniscus, Typhloniscus: *Epicarida* (Parasiten anderer Crustaceen; Körperstamm und Gliedmaßen der Weibchen vielfach um- und rückgebildet, Fig. 277) mit Cryptoniscus, Danalia, Hemioniscus, Microniscus — Bopyrus, Cepon, Dajus, Entoniscus, Jone, Portunion.

3. Unterordnung: **Amphipoda.**

Kopf mit Thoracomer 1 oder 1 und 2 verschmolzen; meist 6—7 freie Thoraxsegmente: Zahl der 7 Pleonsegmente oft reduziert. Antennula oft mit Nebengeißel. Thoracopod 1: Maxilliped; Thoracopod 2, 3: Gnathopodien; Thoracopod 1—8 ohne Exopodit, mit Kiemen und Brutplatten an den mittleren Paaren. Pleopod 1—3 von 4—6 (Uropodien) verschieden. — *Gammaroidea* mit Ampelisca, Chelura, Corophium, Dulichia, Eusirus, Gammaracanthus, Gammarus (Fig. 16), Goplana, Hyale, Iphimedia, Lafystius, Leucothoe, Lysianassa, Microdeutopus, Niphargus, Oediceros, Orchestia, Pereionotus, Phlias, Phoxocephalus, Podocerus, Stegocephalus, Talitrus; *Hyperioidea* mit Hyperia (Fig. 21), Oxycephalus, Phronima, Phronimopsis, Platyscelus, Scina, Synopia, Thaumatops, Vibilia: *Laemodipoda* mit Caprella (Fig. 20), Cercops, Cyamus (Fig. 22), Parvipalpus, Proto, Protella. — Aberrant: Ingolphiella.

4. Unterordnung: **Anomostraca.**

Rumpf vollzählig segmentiert, doch Thoracomer 1 nicht scharf vom Kopf abgegliedert. Augen gestielt oder sitzend. Thoracopod 1—8 einander ähnlich, 1—6 mit meist geißelförmigem Exopodit. — Anaspides, Koonunga, Paranaspides (Fig. 26); ? Bathynella.

2. Abteilung: **Thoracostraca.**

Kopf mit meistens mehr als 2 Thoracomeren zum Cephalothorax verschmolzen, mit Rückenschild. Augen meistens gestielt.

1. Unterordnung: **Sympoda.**

Die 4—5 hinteren Thoraxsegmente frei; Pleon gestreckt, 6—7-gliedrig. Thoracopod 1—2 oder 1—3 sind Maxillipeden; mittlere Beine mit öfters geißelförmigem Exopodit; Weibchen mit Brutplatten. Pleopod 1—5 meist rudimentär oder fehlend. — Campylaspis, Cuma, Diastylis (Fig. 25), Leucon.

2. Unterordnung: **Schizopoda.**

Die 5—7 hinteren Thoraxsegmente von dem (weichen) Schilde bedeckt, aber nicht verschmolzen (Fig. 218); Pleon gestreckt, 7-gliedrig. Thoracopod 1 oder 1 und 2 sind Maxillipeden, Thoracopod 1—6 mit geißelförmigem Exopodit; Weibchen mit Brutplatten. Pleopod 1—5 bisweilen verkümmert, ohne Retinacula. Uropod meist mit Statocyste. — Arachnomysis, Boreomysis (Fig. 218), Eucopia, Gnathophausia, Lophogaster, Mysis, Siriella (Fig. 23).

3. Unterordnung: **Dichelopoda.**

Nur das 8. Thoraxsegment nicht mit dem Schilde verschmolzen. Pleon gestreckt, 7-gliedrig. Thoracopod 1—8 einander sehr ähnlich (die hintersten Paare bisweilen rudimentär), mit 2-gliedrigem Exopodit. Pleopod 1—5 mit ungegliederten Aesten, mit Retinacula. — Bentheuphausia, Euphausia (Fig. 24, 219), Nematoscelis, Nyctiphanes, Stylocheiron, Thysanoessa, Thysanopoda.

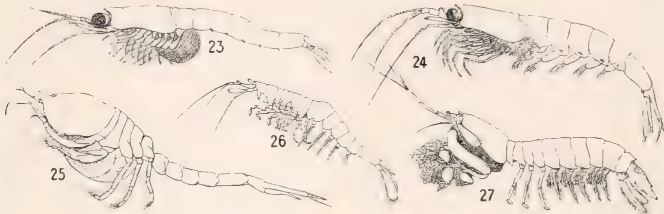


Fig. 23. **Siriella** ♀, nach Sars. Fig. 24. **Euphausia** ♂, nach Sars. Fig. 25. **Diastylis** ♀, nach Sars. Fig. 26. **Paranaspides** ♀, nach Smith. Fig. 27. **Squilla** ♀, Giesbrecht.

4. Unterordnung: **Decapoda.**

Cephalothorax mit verkalktem Schild, umfaßt Kopf und alle 8 Thoracomere; Pleon meist 7-gliedrig, von sehr verschiedener Größe. Thoracopod 1—3 sind Maxillipeden, meistens mit Exopodit; Thoracopod 4—6 sind Peräopodien, selten mit Exopodit, die vorderen mit Scheren. Pleopodien

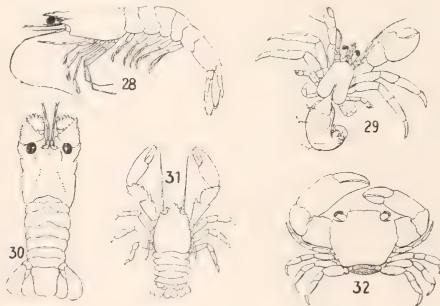


Fig. 28. **Peneus**, nach Bate. Fig. 29. **Eupagurus**, nach Alcock. Fig. 30. **Arctus**, nach Bate. Fig. 31. **Galathea**, nach Bell. Fig. 32. **Trapezia**, nach Miers.

nicht immer vollzählig. — *Natantia Macrura:* Aristeus, Cerataspis, Peneus (Fig. 28), Sicyonia — Lucifer, Sergestes — Amphion — Eucyphidea: Acanthephyra, Alpheus, Athanas, Atya, Caridina, Crangon, Heterocarpus, Hippolyte, Hoplophorus, Hymenocera, Leander, Lysmata, Nematocarcinus, Nica,

Palämon, Palämonetes, Pandalus, Paracrangon, Pasiphäa, Plesionica, Pontonia, Sabinea, Sclerocrangon, Stylodactylus, Troglocaris — Spongicola, Stenopus. — *Reptantia Macrura:* Eryon, Polycheles — Loricata: Arctus (Fig. 30), Palinurus, Scyllarus — Astacus (Hummer), Cambarus, Nephrops, Potamobius (europäischer Flußkrebs) — Axius, Calocaris, Callianassa, Calliaxis, Gebia, Naushonia, Thalassina. — *Reptantia Anomura:* Birgus, Coenobita, Eupagurus (Fig. 29), Lithodes, Paguristes, Pagurus — Aeglea, Galathea (Fig. 31), Galathodes, Munida, Porcellana — Albunea, Hippa. — *Reptantia Brachyura:* Dromia, Homola — Oxystomata: Calappa, Dorippe, Ranina — Oxyrrhyncha: Corystes, Inachus, Maja, Pisa — Cyclometopa: Cancer, Carcinus, Podophthalmus, Portunus, Potamon, Trapezia (Fig. 32), Xantho — Catametopa: Geryon, Goneplax, Grapsus, Ocypode, Pinnixa.

5. Unterordnung: **Stomatopoda.**

Augensegment und Antennulensegment selbständig; die folgenden Cephalo- und die vorderen 4—5 Thoracomere zum schildtragenden Cephalothorax verschmolzen; Pleon 7-gliedrig, groß. Thoracopod 1—5 sind Maxillipeden ohne Exopodit, Thoracopod 6—8 zweiästige Peräopodien. Pleopod 1—5 mit Kiemen. — Lysiosquilla, Squilla (Fig. 27), Gonodactylus.

I. Aeußere Organisation.

Nirgends im Tierreich bietet das Studium der äußeren Organisation ein größeres vergleichend-anatomisches Interesse als bei den Arthropoden. Die den Körper mit allen seinen Gliedmaßen außen überziehende, mehr oder weniger harte Chitinhülle dient nicht nur den inneren Organen zum Schutz, sondern ist zugleich auch das Skelett, an das die Muskulatur sich von innen anheftet. Hierin liegt der Hauptgrund der bei den Arthropoden so ganz besonders engen Beziehungen zwischen äußerer und innerer Organisation.

In der nachstehenden Schilderung des Körperbaues werden wir uns vorzüglich mit solchen Arten beschäftigen, die die Fähigkeit besitzen, sich frei zu bewegen und ihre Nahrung zu suchen. Denn Arten, die diese Fähigkeiten, besonders durch parasitische Lebensweise, eingebüßt haben, und deren Körperbau infolge davon mit dem ihrer freilebenden und normal gebauten Verwandten oft kaum noch Aehnlichkeit hat, erwecken zwar auch ein hohes Interesse, aber dies Interesse liegt abseits von der morphologischen Hauptstraße, und daher sollen die Parasiten nur in den Unterabschnitten über die Hauptgruppen, zu denen sie gehören, kurz berücksichtigt werden.

Wir behandeln nacheinander den äußeren Bau 1) des Körperstammes, 2) der Gliedmaßen oder Podien, 3) der Kiemen.

Literatur: Milne Edwards 1834—1840, Müller 1864, Dohrn 1871, Claus 1876 a, 1885, 1886, 1888, 1895 c, Hatscheck 1878, Boas 1883, Korschelt & Heider 1892, Hansen 1893, Heymons 1901, Thiele 1905.

1. Der Körperstamm.

Der Körper der Crustaceen besteht aus einer Reihe von Segmenten, d. h. von transversalen, miteinander artikulierenden Teilstücken, und den Gliedmaßen (Podien, Extremitäten: Fühlern, Kiefern, Beinen), die paarweise an den Segmenten artiku-

lieren. Alle Artikulationen (der Segmente untereinander, der Segmente mit den Gliedmaßen, der Glieder der Gliedmaßen untereinander) kommen dadurch zustande, daß der sonst überall harte Chitinpanzer zwischen den artikulierenden Segmenten und Gliedern weich bleibt und dort eine faltbare Gelenkhaut bildet.

Die Gesamtheit der Segmente bezeichnen wir als Körperstamm.

Die Segmente verraten schon durch die Verschiedenheit ihrer Länge, mehr noch der Zahl der Gliedmaßen, die jedes von ihnen trägt, daß sie nicht gleichwertig sind. Der morphologische Wert eines Segmentes hängt nun davon ab, wieviel Segmente der Vorfahren der Crustaceen, der Protostraca, sich zu seiner Bildung vereinigt haben: man erschließt die Zahl (oder doch die Mindestzahl) dieser verschmolzenen Segmente aus der Zahl der Gliedmaßenpaare, die das Segment trägt und aus der Zahl von Ganglienpaaren, die es beherbergt. Denn man schreibt den Protostraken eine große Zahl von Segmenten zu, die größtenteils sehr monoton gebaut waren und (mit Ausnahme des hintersten) je ein Gliedmaßenpaar trugen: diese einwertigen Segmente heißen Metamere. Bei den Nachkommen wurde nun die Artikulation zwischen manchen Metameren aufgehoben, und so verschmolzen diese Metamere zu den mehrwertigen Segmenten der Crustaceen. Außer durch diesen mehr sekundären Vorgang ist aber die Zahl der ursprünglichen Metamere besonders dadurch verringert worden, daß manche Metamere der Protostraken bei ihren Nachkommen überhaupt nicht mehr auftraten. Wie wir sehen werden, führt uns die Ontogenese des Körperstammes der Crustaceen nicht selten eine Wiederholung der phylogenetischen Reduktion der Metamerenzahl vor Augen.

Verschmelzung von Metameren ist nun ganz allgemein am Vorderende des Körperstammes der Crustaceen eingetreten, und zwar sind bei allen Krebsen mindestens die vorderen sechs Metamere zu einem ungegliederten Stück vereinigt und artikulieren auch während der Ontogenese nicht miteinander (die einzige Ausnahme hiervon machen die Stomatopoden, s. S. 29). Dies vordere Stück des Körperstammes wird Kopf oder Cephalon genannt und dem als Rumpf bezeichneten übrigen Teil des Körperstammes gegenübergestellt; doch sind diese beiden Abschnitte des Stammes äußerlich nur selten (Phyllopoda, Cladocera) durch eine auffällig markierte Grenze geschieden.

Der Kopf ist durch den Besitz des Mundes, des Gehirns (d. h. der vereinigten vorderen 2—3 Ganglienpaare) und der wichtigsten Sinnesorgane ausgezeichnet. Seine sechs der Zahl der Cephalomere entsprechenden Gliedmaßen (Cephalopodien) sind: 1) die Stiele der paarigen Augen, 2) Antennulen, 3) Antennen, 4) Mandibeln, 5) vordere Maxillen (Maxillulae), 6) hintere Maxillen (Maxillae). Die ersten beiden Gliedmaßen sind präoral (s. unten Kapitel I 2 A): die letzten 3 Paare heißen im engeren Sinne Mundgliedmaßen.

Diese 6 Kopfgliedmaßen finden sich bei allen Podophthalma und mit Ausnahme der Augenstiele auch bei allen übrigen Crustaceen: nur bei adulten Cladoceren fehlt die 2. Maxille, und bei Parasiten können auch andere Gliedmaßen ausgefallen sein, was sich aus ihrem transitorischen Auftreten während der Ontogenese ergibt.

Es bestehen jedoch einige Zweifel darüber, ob die genannten Kopfgliedmaßen auch bei den Ostracoden und Branchiuren vorhanden sind. Man hat aus der Aehnlichkeit der 2. Maxille mancher Ostracoden und der beiden Maxillen der Branchiuren mit Rumpfgliedmaßen schließen wollen, daß diese Maxillen nicht den Maxillen, sondern den vorderen Rumpfgliedmaßen anderer Gruppen homolog seien. Indessen ist die Plastizität der Crustaceen-Gliedmaßen unter dem Einfluß wechselnder Funktionen so groß, daß man aus Formähnlichkeit auf Homologie nicht schließen darf: eine ähnliche Funktion bildet aus den blattbeinähnlichen Gliedmaßen der Protostraca (s. unten S. 32) eben auch eine ähnliche Form, gleichviel welchem Metamer die Gliedmaße angehört. Gerade die Ostracoden bieten in der Art, wie während der Ontogenese der Greifhaken der Mandibel nach und nach auf (die Furca und) die folgenden Gliedmaßen überwandert, ein ausgezeichnetes Beispiel dafür, daß die gleiche Funktion den Gliedmaßen nicht homologer Metamere nacheinander die gleiche Form aufzwingen kann. Daß daher auch die Ostracoden und Branchiuren die den hinteren Maxillen anderer Gruppen homologen Gliedmaßen besitzen, dürfen wir umso eher annehmen, als der ontogenetische Nachweis vom transitorischen Auftreten etwa ausgefallener Gliedmaßen bei ihnen nicht erbracht ist, und die Lage der Mündung der Maxillenniere (s. unten Kapitel VIII) in beiden Ordnungen unsere Annahme bestätigt.

Nicht so durchgehend, obwohl ebenfalls häufig, finden Verschmelzungen zwischen Segmenten des Rumpfes statt. Aber während sich in allen Ordnungen die gleiche Zahl von Kopfmetameren nachweisen läßt, schwankt die Zahl der Rumpfmetamere und -gliedmaßen, auch abgesehen von den sekundären Verschmelzungen, in weiten Grenzen. Daher muß, wie oben bemerkt, bei den Crustaceen ein Teil (ein größerer oder geringerer, je nach der Unterordnung) der zahlreichen Rumpfmetamere der Protostraca unterdrückt worden, d. h. im Lauf der Phylogenese den Crustaceen dadurch abhanden gekommen sein, daß diese Metamere in den aufeinanderfolgenden Generationen ihre Gliedmaßen und Ganglien nach und nach einbüßten, und sich schließlich nicht mehr vom Stamme abgliederten. Auf Grund dieser Hypothese können wir aus der Art, wie die Ontogenese bei den heutigen Krebsen abläuft, zugleich abnehmen, welche von den Metameren der Protostraca den Crustaceen fehlen.

Die Rumpfsegmente entstehen nämlich in der Ontogenese, gleichviel ob diese zum größeren Teil im Ei oder außerhalb vor sich geht, derart, daß von dem metacephalen Stammstück sich die Segmente der Reihe nach, angefangen mit dem vordersten, abgliedern; je öfter dieser Vorgang sich wiederholt, um so größer ist schließlich die Zahl der Metamere, je früher er aufhört, um so geringer bleibt sie. Dieser Vorgang läuft nun fast überall sehr regelmäßig ab, höchstens daß sich gelegentlich mehr als ein Segment auf einmal abschnürt. Solche Regelmäßigkeit würde aber kaum möglich sein, wenn die bei den einzelnen Crustaceenordnungen im Laufe der Phylogenese verloren gegangenen Metamere mitten aus der Reihe der Rumpfsegmente stammten; dieser Verlust würde in der Ontogenese palingenetische, durch Störungen in der Abfolge der Segmentierung sich bekundende Spuren hinterlassen haben, Spuren, wie sie ja auch die im Laufe der Phylogenese eingetretene Verschmelzung eines Segmentes aus mehreren

Metameren in der Ontogenese zu hinterlassen pflegt. Derartige Störungen treten aber nicht auf, und wo sie, wie bei Decapoden, an den hinteren Thoracomeren vorzukommen scheinen, lassen sie sich durch Vergleich mit der Ontogenese anderer Decapoden und Malacostraken als cänogenetisch erkennen. Daher nehmen wir an, daß auch in der Phylogenese die Unterdrückung der Rumpfmetamere in regelmäßiger Folge stattfand, daß sie mit den letzten, vor dem Endsegment befindlichen Metameren begann und nach vorne fortschreitend immer wieder das zum letzten gewordene Metamer traf: daraus ergibt sich weiter, daß die Rumpfmetamere der Crustaceen der Reihe nach von vorne nach hinten untereinander und mit den gleichziffrigen Metameren der Protostraca homolog sind, und daß in den Crustaceengruppen mit wenigen Metameren die Homologa der hinteren Metamere der reicher segmentierten Gruppen fehlen. Diese Auffassung von der Homologie der Segmente gilt selbstverständlich auch für die Gliedmaßen: die Gliedmaßen gleichziffriger Metamere sind homolog. Im allgemeinen halten die Gliedmaßen dieselbe ontogenetische Reihenfolge des Auftretens ein wie die Segmente; doch gibt es hier Ausnahmen, nicht bloß weil öfters mehrere benachbarte Paare zugleich hervorsprossen, sondern auch weil zuweilen hintere Gliedmaßen früher als vordere erscheinen (Decapoda, Dichelopoda, Stomatopoda). Dieser cänogenetische Vorgang erklärt sich daraus, daß die vorzeitige Gliedmaße dem jungen Krebs unentbehrlich, die verspätete aber erst dem erwachsenen notwendig ist.

Aus der oben beschriebenen Ontogenese der Rumpfsegmente folgt nun weiter, daß der Satz von der Homologie gleichziffriger Rumpfmetamere nicht für das hinterste Segment gelten kann. Denn dies Endsegment, auch Analsegment genannt, weil der Darm in ihm mündet, ist überall aus dem Rest des Körperstammes hervorgegangen, der übrig bleibt, wenn die ontogenetische Abgliederung der Rumpfmetamere aufgehört hat; in ihm ist daher die variierende Zahl aller nicht abgegliederten Metamere virtuell enthalten. Diese morphologische Verschiedenheit des Analsegmentes von den übrigen Metameren und Segmenten läßt vermuten, daß ihm auch die Hauptmerkmale eines Metamers, das Podien- und das Ganglienpaar, fehlen werden. In der Tat fehlen ihm die Ganglien stets, und es ist folgerichtig, daß man auch den als Furca bezeichneten paarigen Anhang am Analsegment (der bei Entomostraca und Leptostraca sogar nach Art eines Podienpaares am Segmente artikuliert und sich ähnlich, wenn auch unbeweglich, bei Decapodenlarven findet) nicht für homolog mit den übrigen Gliedmaßen hält, ohne übrigens seine morphologische Bedeutung bisher befriedigend erklärt zu haben. Es ist bemerkenswert, daß die Furca, als ein Organ von wahrscheinlich sehr hohem phylogenetischen Alter, bei Parasiten (Copepoda) der Degeneration länger widersteht als die Gliedmaßen.

Die Furca (Fig. 33–41 *Fu*), die eine sehr mannigfaltige Form hat, meist abgeplattet ist (gewöhnlich dorsoventrad, bei den in Schalen eingeschlossenen und komprimierten Phyllopoda conchostraca, Cladocera, Ostracoda laterad), aber auch zylindrisch, klauenförmig etc. sein kann, fehlt den adulten Malacostraca. Das furcalose Analsegment der Malacostraca heißt Telson (Fig. 191–200 *Te*) und bildet bei den Thoracostraca und Anomostraca mit dem Beinpaar des vorhergehenden Seg-

mentes die sogenannte Schwanzflosse (Schwanzfächer); dies Beinpaar hat hier die lokomotorischen Funktionen der Copepoden- und Leptostraken-Furca übernommen.

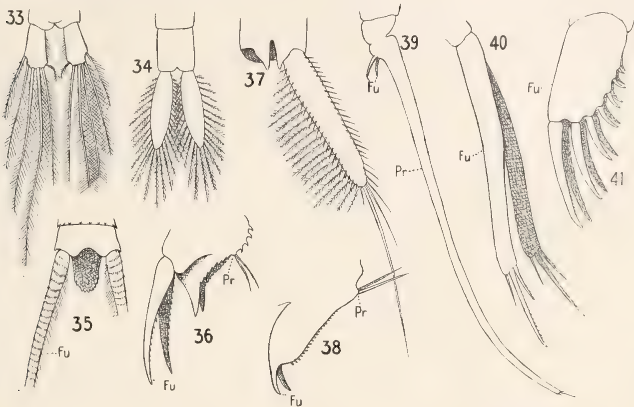


Fig. 33—41. Furca. 33 **Copepoda gymnoplea,** 34 **Phyllopoda anostraca,** 35 **Phyll. notostraca,** 36 **Phyll. conchostraca,** 37 **Leptostraca,** 38 **Daphniidae,** 39 **Polyphemidae,** 40 **Cyprididae,** 41 **Cypridinidae.** *Fu* Furca, *Pr* Tastborstenhöcker.

Der Rumpf läßt bei einem großen Teil der Crustaceen zwei Abschnitte unterscheiden, die sowohl durch die Form ihrer Segmente, als auch durch Bau und Funktion ihrer Gliedmaßen unterschieden sind, den Thorax (Brust, Peräon, Kormos) und das Pleon (Abdomen).

Ihre Grenze liegt bei den Leptostraken (Fig. 14, 223) und Malacostraken (Fig. 15—32) zwischen dem 8. und 9. Rumpfmetamer, und auf die 8 Thoracomere folgen bei den Leptostraken 7, bei allen Malacostraken 6 Pleomere und außerdem das Analsegment; das 7. Pleonsegment, das bei den Malacostraken vom Analsegment nicht mehr abgegliedert wird, ist bei den Leptostraken zwar selbständig geworden, hat aber weder Gliedmaßen noch Ganglien erhalten.

Viel weniger konstant ist die Zahl der Rumpfmetamere bei den Entomostraken (Fig. 1—13), und die Zweiteilung des Rumpfes in einen vorderen und hinteren Abschnitt ist bei ihnen nur selten deutlich ausgeprägt. Unter ihnen haben die Phyllopoden viel mehr, die übrigen Unterordnungen weniger Metamere als die Malacostraken. Die lange Reihe von Rumpfsegmenten, durch die die Phyllopoden den Protostraca näher stehen als alle anderen Crustaceen, erscheint höchstens bei den Ph. anostraca (Fig. 3) in zwei Abschnitte abgeteilt, und auch hier nur dadurch, daß die hinteren Segmente (vom Genitalsegment ab) beinlos sind, während auch die letzten der vorderen Segmente wohlentwickelte Beine haben; bei den übrigen Phyllopoden werden die Beine der vorderen Rumpfsegmente allmählich kleiner und verschwinden schließlich, so daß die beintragenden Segmente in

die beinlosen ohne markierte Grenze übergehen. Auf den beintragenden Rumpfabschnitt der anderen Entomostraken folgt zwar ebenfalls ein beinloser, aber dieser ist meistens kurz, schwach oder gar nicht segmentiert und zuweilen rudimentär. Nur bei den Copepoden (Fig. 8, 9) ist der Gegensatz zwischen einem vorderen und hinteren Rumpfabschnitt dem der Malacostraken analog und dokumentiert sich sowohl im Bau der Segmente als darin, daß jener Schwimmbeine trägt, dieser aber nur rudimentäre oder gar keine Gliedmaßen.

Ebenso wenig konstant wie die Zahl der Rumpfsegmente ist bei den Entomostraca die Lage der Grenze zwischen den beiden Rumpfabschnitten. Denn der vordere Abschnitt umfaßt bei den Phyllopoden überall mehr als 8, bei den Cirripedien 6, bei den Copepoden 5 oder 6, bei den Cladoceren 4—6, bei den Branchiuren 4, bei den Ostracoden 2—3 Metamere. Da also der vordere Rumpfabschnitt der Entomostraca dem stets aus 8 Metameren bestehenden Thorax der Leptostraca und Malacostraca nicht homolog ist, und außerdem sein morphologischer Inhalt (Metamerenzahl) auch innerhalb der Entomostraca variiert, darf man ihn nicht ebenfalls Thorax nennen, sondern wir bezeichnen ihn als Vorderrumpf und den hinteren Abschnitt als Hinterrumpf. Es sind also nur die vorderen 8 Metamere des Vorderrumpfes der Phyllopoden Homologa der Thoracomere der Malacostraca: bei den übrigen Entomostraca dagegen besteht nicht bloß der ganze Vorderrumpf, sondern auch der Vorderteil des Hinterrumpfes aus Thoracomeren, und nur bei Copepoden, jungen Cirripedien und wohl auch manchen Cladoceren sind überhaupt Homologa von Pleomeren vorhanden.

Die genannten Verschiedenheiten in der Zahl der Rumpfmetamere sind auf den Ausfall von hinteren, dem Analsegment unmittelbar vorhergehenden Protostraca-Metameren zurückzuführen. Die Unterschiede aber in der Zahl der artikulierenden Rumpfsegmente sind die Folge sekundärer Verschmelzung bereits abgegliederter Metamere, die sowohl aus dem Vorhandensein von mehr als einem Gliedmaßenpaar zu erschließen, als aus der Ontogenese nachweisbar ist.

Sekundäre Verschmelzungen finden nun nicht bloß zwischen den Rumpfsegmenten selbst, sondern auch zwischen diesen und dem Kopfsegment statt. Solche sind sogar besonders häufig, und das 1. Thoracomer artikuliert mit dem Kopfsegment nur bei Phyllopoden und Leptostraken, während es bei Anomostraken und Stomatopoden nahezu, bei allen übrigen Crustaceen vollständig mit dem Kopf verschmolzen ist. In diese Verschmelzung gehen öfters auch noch die folgenden Thoracomere ein, und bei den Decapoden (Fig. 28—32, 228) sind sämtliche 8 Thoracomere mit dem Kopf vereinigt. Das aus der Verschmelzung des Kopfes mit Thoracomeren resultierende Rumpfstück heißt Cephalothorax. Das hinterste Thoracomer der Malacostraca verschmilzt nie mit dem 1. Pleomer. Untereinander verschmelzen dagegen die Pleomere oft bei den Arthrostraca (Fig. 19, 21); gleiches gilt von den Metameren des Hinterrumpfes der Entomostraca. Es kommt auch vor, daß das Analsegment (Telson) der Malacostraca mit dem vorhergehenden Segment verschmilzt und dabei ganz rudimentär wird; in diesem Fall rückt die Darmmündung ins vorhergehende Segment, dessen Nichthomologie mit dem eigentlichen Analsegment dann aber an der Gegenwart eines Gliedmaßenpaares kenntlich ist.

Viele Segmente haben die Eigentümlichkeit, daß beiderseits an der Grenze zwischen ihrer Dorsalwand (Tergit) und ihrer Ventralwand (Sternit) das Integument eine laterale Längsfalte bildet (die Falte setzt sich am Hinterrand der Tergite als schmaler Saum fort, der über den Vorderrand des folgenden Segmentes übergreift). Diese lateralen Duplikaturen der Segmenthaut, die man Epimere (Pleurae, Pleurite) nennt, sind meist ventrad gebogen, so daß sie eine (derber chitinisierte) laterodorsale und eine (zarthäutige) medioventrale Wand haben; zwischen den beiden Wänden finden sich meist nur Konnektivfasern (s. unten Kapitel IX), selten auch Muskeln und andere Organe. Wo die Epimere breit sind, fassen sie eine geräumige ventrale Rinne ein, in der die Gliedmaßen sich bewegen. Die Epimere gewinnen zuweilen eine geringe Beweglichkeit gegen den medialen Teil der Segmente (an den Thoraxsegmenten der meisten Amphipoden und einiger Isopoden, am Rückenschild der Stomatopoden), und bei den Amphipoden artikulieren an ihnen die Thoracopodien (Fig. 16).

Die wichtigsten unter den Epimeren sind die der hinteren Cephalomere; denn der Rückenschild der Phyllopoda notostraca, der Branchiura und Thoracostraca, der Nauplien und Zoeen, die zweiklappige Schale der Phyllopoda conchostraca, Cladocera, Ostracoda und junger Cirripedia, das Kalkgehäuse adulter Cirripedia — sie sind nichts anderes als die vergrößerten und umgeformten Epimere der hinteren (des hintersten?) Metamere des Kopfes. Bisweilen bleibt die Herkunft der Schalen von diesen Epimeren auch bei erwachsenen Tieren deutlich dadurch, daß Schale und Rumpf ausschließlich in der hinteren Kopfregion miteinander zusammenhangen (Phyllopoda conchostraca, Cladocera, Ostracoda), bisweilen aber ist der Zusammenhang des Rückenschildes mit dem Rumpf weiter ausgedehnt, nach vorne bis zum Stirnrand (Phyllopoda notostraca, Leptostraca), oder nach hinten über eine verschiedene Zahl von Thoraxsegmenten (Stomatopoda, Schizopoda, Dichelopoda, Sympoda, Decapoda), die dann miteinander und mit dem Schilde verschmelzen.

Außer den Gliedmaßen können die Körpersegmente noch mancherlei Anhänge und Auswüchse aufweisen, die nichts mit Gliedmaßen zu tun haben. Davon seien hier das Rostrum und die Paragnathen erwähnt. Die als Rostrum (Stirnschnabel) bezeichneten unpaarigen oder auch paarigen Fortsätze (von verschiedener Form, oft stachel- oder spießförmig) am Vorderkopf oder am Vorderrand des Rückenschildes oder der Schalen haben trotz des gemeinsamen Namens verschiedene, aber nur unvollständig aufgeklärte morphologische Bedeutung (cf. Claus, 1888 S. 39, 1891a S. 18). Gewöhnlich sind diese Rostren unbeweglich, bei den Leptostraca und adulten Stomatopoda (sehr selten auch bei Decapoda) sind sie vom Rückenschild abgegliedert. Die sogenannten Paragnathen sind Wülste oder Platten hinter dem Munde, deren Lage, paarige Gestalt, Borstenbesatz, ja sogar Ausstattung mit palpusartigen Anhängen bei manchen Crustaceen (Ostracoda, Copepoda, Anisopoda, Amphipoda, Dichelopoda) die Vermutung erweckte, daß sie ein Gliedmaßenpaar repräsentieren. Diese Auffassung ist durch den Mangel eines besonderen Ganglienpaares ausgeschlossen. Auch als abgerückte, selbständig gewordene Teile der Maxille waren sie nicht nachzuweisen, sondern sind (gleich dem Epistom) Lippenbildungen, Teile des hinteren Mundrandes, deren Hauptfunktion wohl ist, den

Mandibelladen als Führung zu dienen. Wir werden sie als Metastom (Fig. 135) bezeichnen.

Phyllopoda (Grube 1853, Claus 1873, 1886, Sars 1887 a, 1896 a, 1896 b, 1897, Ekmann 1903, Nowikoff 1905 a). Fig. 1—3, 34—36. Die Zahl der metacephalen Segmente, der beintragenden (11—30) wie der beinlosen (6—14), ist selbst innerhalb desselben Genus variabel. Sekundäre Verschmelzungen kommen nur bei den Anostraca vor: das 12. und 13. Rumpfsegment oder auch zwei weiter hinten liegende Segmente verschmelzen zum Genitalsegment, und zuweilen auch alle noch folgenden Segmente miteinander. Bei den Notostraca tragen die Rumpfsegmente vom 12. an je mehrere Beinpaare; obwohl daraus sonst auf sekundäre Verschmelzung einer entsprechenden Zahl von Metameren zu schließen ist, nehmen wir hier doch keine solche an, sondern halten für wahrscheinlich, daß diese Segmente aus mehrwertigen Rumpfstücken bestehen, die sich vom terminalen Rumpfstück abschnürten, ohne sich aber dann in die den Beinpaaren entsprechende Zahl von Metameren zu gliedern. Schale bei den Anostraca fehlend, bei den Notostraca schildförmig; bei den Conchostraca ist sie zweiklappig, schließt den Kopf nicht immer ein und bildet einen Brutraum. Die jüngsten Larven haben weder Schale noch Schild (Limnetis vielleicht ausgenommen). Rostrum der ♂ der Anostraca groß, zuweilen verästelt, Furca blatt-, faden-, stachelförmig, selten verkümmert. Zwischen ihren Zweigen mündet der Darm: Mündung der Genitalorgane im Genitalsegment (Anostraca) oder an der Basis des Beines des 11. Rumpfsegmentes.

Cladocera (Leydig 1860, Sars 1865, 1885 b, 1897, 1904, Weismann 1874, Claus 1876 b, 1877 a, Richard 1894, Samter 1895, Lilljeborg 1900). Fig. 4—7, 38, 39, 229. Segmentierung öfters kaum angedeutet; zuweilen ist der 4—6 Beinpaare tragende Vorderrumpf vom beinlosen Hinterrumpf („Abdomen“) abgegliedert, dieser selbst in 2—3 Segmente abgeteilt und vom Analsegment („Postabdomen“) abgesetzt. Die zweiklappige Schale läßt den öfters durch eine Furche abgeschnürten Kopf frei; sie hilft einen Brutraum bilden und schließt meistens den Leib mit den Beinen ein; auch beim Metanauplius von Leptodora wird sie in der Maxillarregion zweiklappig angelegt, rückt aber in den folgenden Stadien kaudad und ist bei adulten Leptodora ein kleines dorsales Anhängsel, das nur den Brutraum einschließt. Das vordere Stück des beinlosen Hinterrumpfes hat bisweilen dorsale Anhänge für den hinteren Verschluß des Brutraumes. Analsegment mit dorsalem (zuweilen sehr langem, stab- bis fadenförmigem) Tastborstenhöcker und klauenförmiger Furca.

Ostracoda (Zenker 1854, Claus 1865, 1891 a, 1892, 1894, 1895 d, Vávra 1891, Müller 1894, 1900 a, Daday 1895, Kaufmann 1900, Jensen 1904). Fig. 13, 40, 41, 257. Körperstamm nicht segmentiert, nur die komprimierte oder stabförmige, zuweilen winzige Furca artikuliert meistens mit dem Analsegment, in dem der After ventral oder dorsal liegt. Schale zweiklappig, bisweilen mit dorsalem Schloß und elastischem Ligament, meist nicht ganz symmetrisch, in der hinteren Kopfregion wurzelnd, den ganzen Leib einhüllend, oft skulpturiert und von Drüsen erfüllt: sie ist schon beim jüngsten Nauplius ausgebildet. Vorderkopf zuweilen (Halocyprididae, Cypridinidae) mit medianem Stirntentakel (Frontalorgan).

Cirripedia (Darwin 1851—53, Claus 1869, 1895 c, Lang 1876, Lacaze-Duthiers 1882, Hoek 1883—84, Nussbaum 1890, Knipowitsch 1892,

Aurivillius 1894, Groom 1894, 1895, Chun 1895—1896, Berndt 1903, 1907, Gruvel 1905, Smith 1906, Le Roi 1907, Häfele 1911). Fig. 10, 11, 42. Der Körper dieser nur festsitzenden oder parasitischen Arten hat äußerlich keine Aehnlichkeit mit einem typischen Krebs. Die der hinteren Kopfregion angehörige Duplikatur der Leibeswand bildet bei den C. thoracica ein Gehäuse, das den mit dem Vorderteil des Kopfes an die Unterlage angehefteten Körper vollständig einschließt. Das Gehäuse sitzt bei den Operculata auf der Unterlage direkt an, bei den Pedunculata durch Vermittelung eines weichen muskulösen Stieles, der aus dem verlängerten Vorderteil des Kopfes hervorgegangen ist. In der Wand des Gehäuses sind fast immer Platten abgelagert, die aus Kalk, seltener bloß aus Chitin bestehen und bei den Pedunculata gegeneinander beweglich sind; ihre typische Zahl ist hier 5 (die dorsale Carina, 2 vordere Scuta, 2 hintere Terga), selten weniger, öfters mehr (Rostrum, Lateralia etc.); bei den Operculata besteht das Gehäuse aus einem Ringwall (Testa) von fest miteinander verbundenen Platten (Carina und Rostrum, dazwischen Lateralia), dessen Oeffnung durch das beweglich angefügte

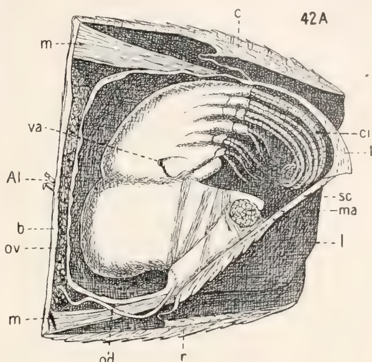


Fig. 42 A. **Balanus,** Lateralansicht, nach Entfernung der linken Hälfte von Ringwall und Operculum (nach Darwin). *Al* Antennula, *b* Basis, *c* Carina, *ci* Cirrenbeine, *l* Laterale, *m* Muskeln zur Bewegung der Schalenstücke, *ma* Musculus adductor scutorum, *od* Oviduct, *ov* Ovar, *r* Rostrum, *sc* Scutum, *t* Tergum, *va* Mündung des Oviductes.

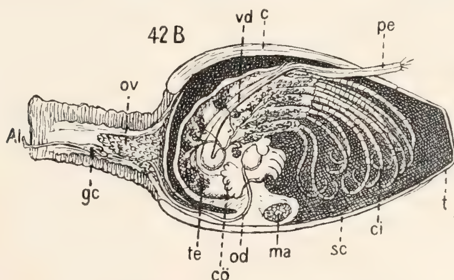


Fig. 42 B. **Lepas,** Lateralansicht; die linke Hälfte der Schale und des Integumentes ist entfernt (nach Claus). *cö* Darmblindsack, *gc* Cementdrüse, *pe* Penis, *te* Testes, *vd* Vas deferens; die übrigen Lettern wie in Fig. 42 A.

Operculum (vereinigte Terga und Scuta) verschließbar ist. Die Segmente sind undeutlich voneinander abgesetzt; man kann aber das Kopfsegment und 6 folgende Thoraxsegmente voneinander unterscheiden; das hinterste

endet in einen Stummel, in dem der Darm mündet; daran sitzt ventral der unpaarige Penis und ein Paar von „Schwanzanhängen", die mehrgliedrig und den Aesten der Rankenbeine ähnlich sein können und die wohl nicht aus der Furca der Cyprislarve hervorgehen, sondern als 7. Thoracopod aufzufassen sind. In der ersten Larvenperiode (Nauplius, Metanauplius) ist der noch nicht segmentierte Leib von einem Schilde bedeckt und hinten in zwei (bei den Pedunculata in oft sehr lange Borsten auslaufende) Fortsätze gegabelt, von denen der dorsale („Schwanzstachel") auf der Rückseite des ventralen, des eigentlichen Rumpfes, hervorwächst; zwischen beiden mündet der Darm; vorn am ventralen Fortsatz sitzen 6 Paar (nicht bewegliche) ventrale Stacheln, entsprechend den 6 Cirrenbeinpaaren. Bei der Metamorphose (Fig. 300, 301) in die Cypris verwandelt sich der Schild in eine zweiklappige Schale, und hinter den beintragenden Thoracomeren entsteht ein 3—4-ringliger Hinterrumpf, der in eine Furca endet und später zu dem erwähnten Stummel wird. In der Cyprispuppe senkt sich die zwischen Schale und dorsaler Rumpffläche befindliche Falte dicht hinter der Schalenwurzel ventrad in den Körper des Tieres hinein und grenzt dadurch einen vorderen, aus dem (bei den Pedunculata verlängerten) Vorderkopf bestehenden Körperteil von dem hinteren Körperabschnitt ab; nach der Anheftung führt der hintere Abschnitt eine dorsorostrade Biegung aus, durch die sich seine Längsachse senkrecht zu ihrer früheren Richtung stellt. Die Zwergmännchen der Pedunculata (Scalpellum, Ibla) sind in verschiedenem Grade degeneriert, bis zum Verluste der Kalkplatten, Rumpfsegmentierung und Mundteile. — Der Körper der Abdominalia ist ähnlich gebaut. Der der Carina entsprechende dorsale Teil des nicht verkalkten Gehäuses (Mantels) wächst zum „Discus" aus (der eine Fortsetzung der Mantelhöhle enthält, also nicht dem Stiel der Pedunculata entspricht); mit dem Discus wird die durch chemische Wirkung eines Drüsensekretes begonnene Wohnhöhle (in Molluskenschalen) größer gebohrt. Zwischen dem 1. und den folgenden (zylindrischen) Thoraxsegmenten ist die Artikulation ausgiebig; Thoraxsegment 4—6 sind (fast bis zum Verschwinden) verkürzt, und das Analsegment mit seinen Anhängen fehlt ganz (der After liegt zwischen den Cirren des letzten Paares). Der sehr lange Penis der Zwergmännchen ist dem Cirripedienkörper, die Penisscheide der Mantelhöhle homolog; alles übrige ist als Mantel aufzufassen, der sich an einem Ende ausgebuchtet hat, um die Genitalorgane zwischen seine Wände aufzunehmen.

Die Morphologie der madenförmigen, aber scharf in 11 Segmente gegliederten Proteolepas ist nicht klargestellt; der Mantel scheint zu fehlen.

Der Mantel der Ascothoracica hat die symmetrische zweiflügelige Form der Cyprisschale bewahrt; die beiden Flügel, mit den Rändern zuweilen zu einem Sack verwachsen, können lappig und selbst verästelt sein. Bei einigen Arten ist die Segmentation des Rumpfes scharf ausgeprägt, und auf die 6 beintragenden Thoraxsegmente soll sogar ein 4—5-gliedriger Hinterrumpf folgen; bei anderen Arten ist die Segmentation aufgehoben und der Hinterrumpf ein kleiner Stummel. Die ♂ sollen cyprisähnlich sein.

Der Körper der an Decapoden (meistens am Pleon) parasitierenden Rhizocephala (Fig. 43, 281) zeigt keine Spur von Segmentierung noch von Gliedmaßen. Er ist ein Sack, gefüllt mit den Eingeweiden und rings umgeben von dem doppelwandigen Mantel (homolog dem Gehäuse der Thoracica); der zwischen Sack und Mantel gelegene Mantelraum (Brutraum) mündet mit der Mantelöffnung („Kloake") nach außen. Vorn

setzt sich der Körper (wie bei den Pedunculata) in einen kurzen Stiel fort, der durch das Integument des Wirtes dringt, sich in dessen ganzem Leibe verästelt und die Organe mit feinen Zweigen umspinnt, um gleich den Wurzeln einer Pflanze Nährsäfte aufzusaugen; der Eingeweidesack hängt mit dem Mantel durch das vom Stiel nach zwei Seiten abgehende und parallel mit der Längsachse orientierte Mesenterium zusammen. Stärker reduziert als die anderen Rhizocephala ist Thompsonia, die in adultem Zustande nur ein von Brut erfüllter Sack mit einfacher Wand ist und auch keine eigentlichen Wurzeln besitzt.

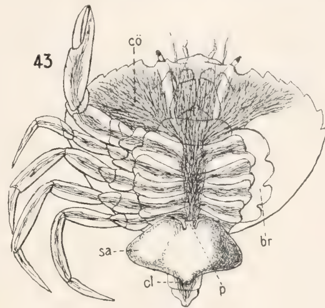


Fig. 43. **Sacculina** in situ am Pleon von Carcinus (nach einer etwas schematisch gehaltenen Originalzeichnung des Herrn Prof. Delage in Paris). *br* Kiemenkammer, *cl* Kloakenöffnung, *cö* Gegend der Darmcöca des Wirtes, *p* Stiel, *sa* Körper der Sacculina.

Branchiura (Claus 1875 b, Nettovich 1900, Thiele 1904a, Grobben 1908). Fig. 12. Kopf mit dem 1. Thoracomer zu einem schildförmigen Cephalothorax mit posterolateralen Flügeln verschmolzen; dann folgen 3 nicht immer deutlich gesonderte Thoraxsegmente und das (hinten durch eine mediane Kerbe gespaltene) Analsegment („Schwanzflosse") mit dorsaler Furca (jederseits ein Plättchen) und dorsalem After. Vor dem Munde zuweilen ein medianer Stachel.

Copepoda (Claus 1863 a, 1868 b, 1893 a, b, c, 1895 c, Giesbrecht 1882, 1892, 1893, 1895, 1899, 1900, Canu 1892, Schmeil 1892—96, Oberg 1906). Fig. 8, 9, 135. Der Körper der freien Copepoden ist in seiner Gesamtform dem der Malacostraca darin ähnlicher als der Körper der übrigen Entomostraca, daß er oft in einen dickeren, aus Kopf und 5—6 Thoracomeren bestehenden Vorderkörper und einen dünneren, schwanzartigen Hinterrumpf abgeteilt ist; aber die 2 (C. gymnoplea) oder 3 (C. podoplea) vordersten Metamere des Hinterrumpfes gehören morphologisch zum Thorax. Die höchste Segmentzahl ist 11, da auf das letzte Thoracomer höchstens noch 2 freie Segmente und das Analsegment folgen. Der Kopf ist stets mit dem 1., meist auch mit dem 2. Thoracomer zu einem Cephalothorax verschmolzen (ohne Schild noch Schale); getrennt sind immer das 2. vom 3. und das 6. vom 7., fast immer auch das 3. vom 4. und 5. Thoracomer; es verschmilzt das 7. Thoracomer, in dem die Genitalorgane bei beiden Geschlechtern münden, gewöhnlich mit dem 8. Thoracomer zum Genitalsegment, und oft verschmelzen bei den C. gymnoplea die beiden letzten (5. und 6.) Thoracomere des Vorderrumpfes miteinander. Die Segmentzahl des Hinterrumpfes kann durch (ontogenetisch nachweisbare) sekundäre Verschmelzungen und Unterbleiben von Abschnürungen bis auf 1 reduziert werden. Das letzte Thoracomer und die Pleomere tragen nie Gliedmaßen. Furca meist beweglich und symmetrisch, besteht beim Nauplius aus ein paar Höckern und erhält erst im 1. Copepodidstadium die definitive Form.

Obwohl manche Parasiten (Fig. 275, 276, 322, 329) einen sehr vollständig segmentierten Körper haben, pflegt die Zahl der Segmente sich doch mit dem Schwinden der Lokomotionsfähigkeit zu vermindern, so daß schließlich der Rumpf zu einem Schlauch oder Sack ohne Segmentierung

werden kann: ferner kann der Rumpf durch Verlängerung und Erweiterung einzelner Abschnitte, durch Verkümmerung anderer, durch allerlei Auswüchse und Anhänge Formen annehmen, die von der Gestalt freilebender Arten sehr verschieden sind; erwähnt sei hier nur der bis auf eine hintere Oeffnung geschlossene Brutsack der Notodelphyidae, der durch Vergrößerung der dorsalen Hinterrandduplikatur der letzten Vorderrumpfsegmente entsteht. Solche Umformungen des Körpers betreffen besonders die ♀; die ♂ machen zwar geringe Grade davon mit, oft aber bleiben sie den freilebenden Formen ähnlicher als die Weibchen, wobei sie schon auf früheren ontogenetischen Stadien geschlechtsreif werden können, oder sie werden zu Zwergmännchen, deren Funktionen sich fast auf die Erzeugung von Sperma beschränken. Interessante morphologische Vorgänge ergeben sich auch, wenn die parasitische Periode nicht die letzte Lebensperiode ist, sondern ihr eine neue Periode freien Lebens folgt (zum Zweck der Kopulation), wie bei den Monstrillidae und bei den ♂ mancher Ascidicolidae.

Leptostraca (Claus 1888, Sars 1896a, Thiele 1904b). Fig. 14, 37, 223. Auf das Kopfsegment und die 8 kurzen, aber selbständigen Thoraxsegmente folgen 7 längere zylindrische Pleonsegmente und das Analsegment mit der Furca; das 7. Pleonsegment und das Analsegment haben keine Gliedmaßen. Die große zweiklappige Schale umschließt die Thorax- und vorderen Pleonsegmente, ohne damit zu verwachsen, überdeckt auch großenteils ihre Gliedmaßen und trägt am Vorderrande ein bewegliches Rostrum (Kopfklappe); die Schalenhälften können durch einen Quermuskel adduziert werden. Das 4. Pleonsegment hat stark vorspringende Epimere.

Anisopoda (Dohrn 1870b, Claus 1884b, Sars 1896—99). Fig. 15, 195. Kopf mit den beiden ersten (bei *Apseudes* an der Ventralseite auch mit dem dritten) Thoracomeren zum Cephalothorax verschmolzen, der vorn in ein unbewegliches Rostrum ausgeht und mit seinem (bei den jüngsten Stadien flügelförmig abstehenden, dann sich mediad anbiegenden) Epimeren die Atemkammern bedeckt. Das Pleon besteht meistens aus 6 Segmenten (bei *Tanais* aus 5, bei *Anarthrura* ♀ nur aus 1), von denen das letzte, in das das Telson aufgegangen ist, das längste zu sein pflegt.

Isopoda (Beddard 1884, 1886, Giard & Bonnier 1887, Pfeffer 1887, Hansen 1890, 1895, 1903a, 1905, Nusbaum 1891, Leichmann 1891, Sars 1896—99, Bonnier 1900, Milne Edwards & Bouvier 1902, Smith 1904, Caullery 1908, Tschetwerikoff 1911). Fig. 17—19, 199, 200. Der Vorderkörper der freilebenden Arten besteht (bei adulten Tieren, wie schon bei den ausschlüpfenden Jungen) fast überall aus einem kurzen Cephalothorax, in den nur das 1. Thoracomer aufgenommen ist, und aus 7 selbständigen Thoraxsegmenten; Rückenschild und Rostrum fehlen (bei Jaera soll eine embryonale Schildanlage nachweisbar sein; die Deutung des dreilappigen Anhangs jederseits am Kopf des Embryo von Asellus als transitorischer Anlage des Schildes wird bestritten). Bei den Gnathiidae (Fig. 332—335) ist das 2. und 8. Thoraxsegment rudimentär, und von den übrigen Segmenten ist nur das 3. und 4. in beiden Geschlechtern selbständig, während das 5.—7. bei Larven beider Geschlechter verschmolzen sind, sich später voneinander abgliedern, bei trächtigen ♀ aber wieder zu einem unsegmentierten Sack zu verschmelzen pflegen. Mannigfaltiger segmentiert ist das Pleon; die Anthuridae haben 7 Segmente; bei den meisten übrigen Flabellifera und

Oniscoidea ist das 6. Segment mit dem Telson verschmolzen; Idotea hat 3—4, die Arcturidae haben 2 Segmente und andere Idoteidae und die Asellota ein unsegmentiertes Pleon. Die Segmente des Thorax, besonders das 3.—8., und des Pleon, besonders das 3.—5., haben Epimere, die lang und zweizipflig sein können; am 3.—8. (selten 2.) Thoraxsegment sind sie bisweilen beweglich (Aegidae etc.). Die typische Gesamtform des Isopodenkörpers (Cymothoidae, Oniscoidea, Idoteidae) wird bei Arcturidae durch Verlängerung des 5. Thoraxsegmentes und bei vielen Asellota durch eine abweichende Form der 3 hinteren Thoraxsegmente modifiziert. — Der Körper der ♀ der Parasiten (Fig. 277) hat noch meist die volle Zahl der Segmente bei den Bopyridae, wo er laterad gekrümmt ist, und zuweilen auch bei den Dajidae und Entoniscidae, während bei den Cryptoniscidae die Segmentierung nach Festsetzung der Larven oft ganz verloren geht; Thorax und Pleon manchmal mit Lappen, die gleich den Pleopodien der Respiration dienen. Die kleinen ♂ haben eine normale Segmentierung des Vorderkörpers und bisweilen auch des Pleons.

Amphipoda (Claus 1879, 1887a, Mayer 1882, 1890, Bovallius 1886, 1890, Stebbing 1888, 1906, Sars 1890—95, Della Valle 1893, Chun 1895—96, Garbowski 1896, Hansen 1903b). Fig. 16, 20—22, 198. Das 1. Thoracomer ist mit dem Cephalon zu einem meist kurzen (bei den Hyperoidea oft dicken, seltener langgestreckten) Cephalothorax verschmolzen; darauf folgen gewöhnlich 7 freie Thoraxsegmente (Thoracomer 2—8), 6 Pleonsegmente und das Telson. Jedoch verschmilzt bei den Laemodipoda das 2. Thoracomer mit dem Cephalothorax, bei einigen Phronimidae das 2. mit dem 3. (bei Thaumatopsidae selten das 2.—5.) Thoracomer, und bei den Dulichidae das 7. und 8. Thoracomer. Die 3 vorderen Pleonsegmente sind bei den Gammaroidea und Hyperioidea selbständig und den Thoraxsegmenten meist ähnlicher als den hinteren Pleonsegmenten; die Zahl der 3 hinteren Pleonsegmente kann durch Schwund oder Verschmelzung des 5. und 6. auf 2 (Phliantidae, Ampeliscidae, Dulichiidae etc., Hyperioidea) oder 1 (Corophium, Chelura, Dulichiidae; die Segmentation ist auch beim Embryo unterdrückt) reduziert sein; bei den Laemodipoda ist das ganze Pleon verkümmert und fast stets unsegmentiert (Cercops hat noch 6 Segmente) und bildet oft nur einen kleinen Stummel, in dem der Darm unter der Afterklappe mündet. Rostrum unbeweglich, zuweilen hakig oder (Oxycephalus) lang und spitz, oft fehlend. Telson von wechselnder Form, öfters mit tiefer medianer Incisur. Die freien Thorax- und die vorderen 3 Pleonsegmente haben Epimere; die des Thorax sind gegen das mediale Segmentstück beweglich, und die Thoracopodien artikulieren an ihnen; die Epimere des 2.—5. Thoracomers sind bei den Gammaroidea (besonders Lysianassidae, Stenothoidae) gewöhnlich größer als die hinteren; die Thoraxepimere sind bei den Hyperioidea viel kleiner als die (unbeweglichen) Epimere der 3 vorderen Pleonsegmente; bei den Phronimidae, sowie bei Ingolfiella und den Laemodipoda fehlen sie. Der Körper der ausschlüpfenden Jungen ist wie bei den Adulten segmentiert; nur die jüngsten Stadien mancher Hyperioidea haben zuweilen eine abweichende Körperform und noch nicht gesonderte vordere Segmente.

Anomostraca (Sayce 1909, Smith 1909). Fig. 26, 192. Kopf mit dem 1. Thoracomer mehr oder minder verschmolzen, ohne Rückenschild, dann folgen 7 Thorax-, 6 Pleonsegmente und das Telson.

Sympoda (Dohrn 1870a, Sars 1871, 1887b, 1890—1900). Fig. 25, 191. Kopf mit den vorderen 3, seltener 4 Thoracomeren zum Cephalothorax

verschmolzen, dessen harter Dorsalschild die folgenden selbständigen. zuweilen stark verkürzten Segmente nicht überdacht; an diesen sind die Epimere meist schmal. Rostrum median gespalten, selten vorspringend, unbeweglich. Telson öfters in das 6. Pleonsegment aufgegangen; Pleon-Epimere meist schmal, beim ♂ breiter. Segmentation der ausschlüpfenden Jungen wie bei den Adulten.

Schizopoda (Sars 1870—72—79, 1885 a, Chun 1895—96, Hansen 1910). Fig. 23, 194, 218. Der meist weichhäutige Rückenschild ist mit dem 1. oder 1.—2. oder 1.—3. Thoracomer verwachsen; die 5—7 freien Thoraxsegmente meistens vom Schilde überdacht, kurz, an der Ventralfläche deutlicher voneinander gesondert als an der Dorsalfläche. Rostrum unbeweglich oder fehlend; auch der hintere Schildrand kann in mediane und laterale Stacheln ausgehen. Das 6. Pleonsegment ist bei Gnathophausia auffallenderweise in 2 Segmente geteilt, von denen das hintere die Uropodien trägt. Pleonepimere nicht immer vorhanden, bei manchen Arten nur am 1. Segment des ♀; Telson von mannigfaltiger Form. Die ausschlüpfenden Jungen sind im wesentlichen wie die Adulten gebaut: die Maxillen und alle 8 Thoracopodien erscheinen am Embryo gleichzeitig, die Uropodien früher als die anderen Pleopodien.

Dichelopoda (Claus 1876 a, Sars 1885 a, 1898 b, Chun 1895—96). Fig. 24, 196, 219. Der Rückenschild, bei jungen Larven nur mit dem Kopfsegment zusammenhangend, ist bei den Adulten mit dem Thorax verschmolzen und läßt nur das letzte Thoracomer frei: Rostrum unbeweglich. Pleonsegment 1—5 mit ziemlich breiten Epimeren; Telson gestreckt. — Der Rumpf beginnt sich im Anfang der Calyptopis-Periode zu segmentieren; doch bleiben die Thoraxsegmente von Anfang an sehr kurz, und ihre Sonderung, die nie so ausgeprägt ist wie die der Pleonsegmente, verstreicht später wieder. Der Rumpf der jüngsten Larven endigt hinten in jederseits einen furcaartigen Höcker. Von den Gliedmaßen erscheinen zuerst die 3 des Nauplius, dann gleichzeitig die beiden Maxillen und das 1. Thoracopod, dann das Uropod: hierauf beginnen die übrigen Thoracopodien mit dem 2. und die Pleopodien mit dem 1. Paar hervorzusprossen und in der Folge von vorne nach hinten zu erscheinen, so jedoch, daß die Pleopodien eher ihre definitive Form bekommen als die Thoracopodien.

Decapoda (Müller 1863, Claus 1876 a, 1885, Brooks 1882, Sars 1884, 1889, 1899, 1906, Bate 1888, Gerstäcker & Ortmann 1890—1901, Coutière 1899, Doflein 1904, Bouvier 1908, Wasserloos 1908). Fig. 28—32, 197, 228. Die Cephalomere und alle 8 Thoracomere sind zum Cephalothorax verschmolzen, dessen Dorsalwand von dem meist stark verkalkten und harten Rückenschild (Carapax) gebildet wird; nur bei den Thalassinidae und Paguridae ist die Vereinigung der letzten Thoracomere locker, und bei den Paguridae ist der Hinterteil des Carapax weich und das hinterste, ebenfalls weiche Thoracomer ist selbständig und vom Carapax unbedeckt. Die Epimere (Pleurite) des Schildes sind gewöhnlich breit und ventrad gerichtet, öfters auch mediad umgebogen und geknickt (die Knickung ist durch eine bisweilen gezähnelte Lateralkante bezeichnet), so daß jederseits eine Kiemenkammer entsteht, für die das Epimer den Kiemendeckel bildet. Rostrum sehr selten beweglich, bei den Brachyura meistens fehlend. Die Brachyura haben im vorderen Schildrande Rinnen oder Höhlen (Orbitae) zur Aufnahme der Stielaugen. Die Schildfläche wird in Regionen abgeteilt, die von Furchen und Leisten begrenzt sind: der quere Sulcus cervicalis gilt als Grenze zwischen Kopf und Thorax, und die lateroventrale Pleuranaht (bei Brachyura und einigen Macrura)

als Grenze zwischen Tergit und Epimer. Die Sternite der verschmolzenen Thoracomere bilden das Sternum, an dessen Rändern die Thoracopodien artikulieren, es besteht aus Platten von verschiedener Zahl und Breite. Das lange und kräftige Pleon der Macrura, bei den Natantia oft komprimiert, bei den Reptantia zylindrisch oder deprimiert, besteht stets aus 6 Segmenten und dem Telson, das mit den Uropodien eine kräftige Schwanzflosse bildet. Segmente mit Epimeren; die des 2. Segmentes schieben sich bei den Eucyphidea über die des 1., und stellen, wo sie beim ♀ zugleich verbreitert sind, einen unvollkommenen Brutraum her. Hinterteil des Telsons bisweilen weich (Loricata), bisweilen durch eine Naht abgegliedert (Nephropsidae). Wenn man das Pleon von den Macrura über die Galatheidea zu den Brachyura verfolgt, so bemerkt man, daß es sich allmählich verkürzt und verflacht, bei den ♂ auch verschmälert; daß es zuerst locker, dann immer fester unter den Cephalothorax geklappt wird, wo eine mediane Rinne es aufnimmt; daß die Pleopodien besonders bei den ♂ verkümmern, und daß die Uropodien wegfallen; die Zahl von 7 Segmenten bleibt dabei meistens bestehen, kann aber auch um 1 oder 2 vermindert werden. Das Pleon der Paguridea ist in Anpassung an das Leben in Schneckenschalen asymmetrisch geworden; bei den Arten, die diese Lebensweise noch führen, ist es von macrurenartiger Größe und besitzt auch Uropodien, ist dabei aber weichhäutig bis auf dorsale Panzerreste der verschmolzenen Segmente; bei den Arten (Lithodidea), die zur freien Lebensweise zurückgekehrt sind, hat das Pleon brachyurenartige Form und keine Uropodien, aber seine tergalen Panzerstücke sind sekundäre Erwerbungen und entsprechen nicht der primären Segmentierung.

Wie die Ontogenese der als Nauplius (Peneidae) und Metanauplius oder Protozoea (Sergestidae) ausschlüpfenden Arten zeigt, entstehen auch bei den Decapoden die Segmente in der Folge von vorn nach hinten, und abgesehen von dem vorzeitigen Erscheinen der Uropodien sprossen auch die Gliedmaßen des Rumpfes in derselben Folge hervor, wobei allerdings nach den Maxillipeden die Thoracopodien 4—8 und die Pleopodien 1—5 bei je einer Häutung auf einmal zum Vorschein kommen können. In den späteren Stadien schieben sich die Thoracomere nach vorn zusammen, verkürzen sich und verschmelzen miteinander und mit dem (bei Peneidae schon in der Nauplius-Periode vorhandenen) Rückenschild. Der Vorgang der Abgliederung der hinteren Thoracomere und ihrer darauf folgenden Wiederverschmelzung ist nun bei den übrigen Decapoden (die die ontogenetischen Stadien bis wenigstens zum Ende der Protozoea-Periode im Ei durchmachen) unterdrückt, und der Thorax erscheint bei den ausschlüpfenden Larven als ein kurzer, unsegmentierter, öfters kaum unterscheidbarer Rumpfabschnitt (vor den bereits gut entwickelten vorderen Pleonsegmenten), der erst wächst, wenn die Thoracopodien 4—8 hervorsprossen, was sie in der Folge von vorn nach hinten und früher als die Pleopodien 1—5 tun. — Der Rumpf der schwimmenden Nauplien und Protozoen der Peneidae und Sergestidae gabelt sich hinten in eine (unbewegliche) Furca, die sich erst spät in das Telson umwandelt, wobei der zwischen den Furcalzweigen gelegene After auf die Ventralfläche des Telsons rückt; unter den Larven der Arten, deren larvale Entwickelung abgekürzt ist, haben nur die jüngsten Stadien einiger Eucyphidea und die Phyllosomen der Loricata eine Furca.

Stomatopoda (Giesbrecht 1910). Fig. 27, 193. Die beiden vordersten Cephalomere, das der Augen und das der Antennulae, sind

selbständige Segmente; die übrigen 4 Cephalomere sind miteinander und weniger innig auch mit den ersten 4 Thoracomeren verschmolzen; mit diesem Cephalothorax verschmilzt auch die vordere Hälfte des Sternits des 5. Thoracomers, während der Rest ein selbständiges Segment bildet, auf das noch 3 Thoraxsegmente folgen; das große Pleon besteht aus 6 Segmenten und dem Telson. Das aus den 4 hinteren Cephalomeren bestehende Segment hat jederseits ein breites, beweglich angefügtes Epimer und vorne eine ebenfalls beweglich angefügte Platte (Rostrum; bisweilen mit dem Antennulensegment verwachsen); so entsteht ein Rückenschild, der in 2 unpaarige Stücke: dorsale Segmentwand und Rostrum, und 2 paarige Stücke: die Epimere, gegliedert ist; er überdacht hinten die reduzierten Tergite der verschmolzenen 4 vorderen Thoracomere; die Epimere der folgenden Segmente sind nicht beweglich, aber an Pleonsegment 1—5 ziemlich breit. — Der Thorax ist auch bei der primitivsten der Larvenformen (Fig. 356), in denen die Stomatopoden ausschlüpfen, vollständig segmentiert; zur Zeit, wann die Pleonsegmente sich in der Folge von vorn nach hinten abschnüren, werden die beiden Kopfsegmente beweglich, und zugleich ziehen sich die vorderen Thoraxsegmente zusammen. Eine andere Larvenform verläßt das Ei mit 5 freien Pleonsegmenten, verhält sich aber sonst ähnlich. Von Gliedmaßen haben die ausschlüpfenden Larven die Cephalopodien und, je nach der Larvenform, entweder nur noch die 5 vorderen Thoracopodien, oder die 2 vorderen Thoracopodien und die 4—5 vorderen Pleopodien; die Pleopodien erscheinen dann in der Folge von vorn nach hinten (zuletzt das Uropod), aber früher als die noch fehlenden Thoracopodien, so daß die Podien des 6.—8., zuweilen auch die des 3.—8. Thoracomers zuletzt hervorwachsen.

2. Gliedmaßen (Podien).

Wie der Körperstamm aus Segmenten, bestehen die Gliedmaßen aus Gliedern, d. h. aus gepanzerten Teilstücken, die durch weichhäutiges Chitin beweglich miteinander verbunden sind. Die Gliederung ist eine im Laufe der Phylogenese später als die Segmentierung erworbene, an primitiven Gliedmaßen (Rumpfbeine der Phyllopoda, Thoracopodien der Leptostraca, Fig. 136, 155) noch unvollkommen ausgebildete Eigenschaft. Wie die Segmente können auch die Glieder sich zurückbilden, ausfallen und miteinander verschmelzen, und solche Vorgänge (wie auch Gliedhomologien) lassen sich zuweilen aus Zahl, Form und Lage von Gliedanhängen (Borsten etc.) folgern; doch bedürfen diese Folgerungen in nicht geringerem Maße der Bestätigung durch die Ontogenese als die Feststellung von Segmenthomologien. Nicht selten findet man auch den starren Chitinpanzer mancher Glieder von Streifen weichen Chitins durchzogen und dadurch in beweglich verbundene Panzerplatten oder -spangen zerlegt, die um so gliedähnlicher sein können, einen je größeren Teil des Gliedmantels sie umgreifen, deren Gleichwertigkeit mit anderen Gliedern aber trotzdem nicht ohne weiteres behauptet werden darf.

Wenn wir die vielgestaltigen Gliedmaßen der Crustaceen überschauen, ohne zunächst an Einzelheiten hangen zu bleiben, so treten aus dem Gewimmel besonders drei Formen hervor: das breite, platte, lappige Blattbein (Fig. 136), das gabelförmige, aus einem Stamm und zwei Aesten bestehende Spaltbein (Fig. 145) und das zylindrische, von einer einzigen Gliedreihe gebildete Stabbein (Fig. 210).

Diese drei Typen haben sich phylogenetisch in der angeführten Folge auseinander entwickelt.

Daß das Stabbein aus dem Spaltbein entstanden ist, zeigt an einer Menge von Beispielen nicht bloß die vergleichend-anatomische Betrachtung, sondern die Ontogenese führt uns diese Verwandlung auch oft genug direkt vor Augen. Die Ableitung des Spaltbeins vom Blattbein findet dagegen in der Ontogenese kaum unzweideutige Belege; gleichwohl ist sie unumgänglich, nicht sowohl weil das Spaltbein durch eine Reihe tatsächlich vorhandener Uebergangsformen auf das Blattbein leicht zurückführbar ist, als weil die lange Reihe monoton gebauter Blattbeine der Phyllopoden und der ähnlich gebauten Thoracopodien der Leptostraken nur als primitiv zu begreifen, nicht aber von den anderen differenzierteren Gliedmaßentypen der Crustaceen phylogenetisch ableitbar ist.

Das Blattbein, wie wir es bei den Phyllopoden vorfinden (Fig. 136) und es ähnlich auch bei den Protostraca als Urform der Crustaceen-Gliedmaßen voraussetzen, ist eine Lamelle mit einer vorderen und einer hinteren Fläche und mit medialen, distalen und lateralen Rändern; die Ränder sind beborstet und tragen Lappen und Auswüchse, die durch Kerben voneinander getrennt sind. Wir nennen das Mittelstück des Blattbeins: Protopodit, die Randfortsätze: Exite, wenn sie am lateralen, und: Endite, wenn sie am medialen Rande sitzen. Die Cuticula des Blattbeins pflegt im ganzen zart zu sein, besonders dünn aber an den Ansatzstellen der Endite und Exite, wodurch die Beweglichkeit dieser Lappen gegen das Protopodit erhöht wird: wo das dünne Chitin der Kerben zwischen den Lappen sich auf die Flächen des Protopodites fortsetzt, beginnt sich auch das Protopodit unvollkommen in quere Glieder abzuteilen; die Endite und Exite können sich nicht nur vom Protopodit abgliedern, sondern sich auch selber in Glieder teilen.

Von den genannten Stücken des Blattbeines war nun besonders das distale Exit und der distal vom letzten Randlappen befindliche Endteil des Protopodites bestimmt, bei der Umwandlung in das Spaltbein eine Rolle zu spielen: diese Stücke wurden zu den beiden Spaltästen, in die das Protopodit des Spaltbeins sich gabelt; das distale Exit, schon bei den Phyllopoden schärfer abgegliedert, wurde zum lateralen Ast — dem Exopodit — und der Endteil des Protopodites zum medialen Ast — dem Endopodit.

Die Hauptfunktion der Blattbeine war (und ist bei den Phyllopoden noch) eine lokomotorische, genauer: die Ruderfunktion; Nebenfunktionen sind Respiration und zum geringen Teil auch die Herbeischaffung und Zerlegung der Nahrung. Diese Funktionen wurden bei der Verwandlung in die Spaltbeine differenziert und lokalisiert. Die Ruderfunktion gewann durch die Vervollkommnung der Gelenke und durch die Streckung der Spaltäste; für die Atmung wurden die proximal vom Exopodit ansitzenden Exite (Epipodite genannt), für die Nahrungsaufnahme die Endite an bestimmten Gliedmaßen besonders ausgebildet, während sie an anderen Gliedmaßen zugrunde gingen; aus den Epipoditen wurden Kiemen, Atemplatten, Brutplatten etc., aus den Enditen Kauladen.

Den Merkmalen des typischen Blattbeins — Ueberwiegen des Protopodites und seiner proximalen Randlappen über die beiden distalen Stücke, sowie mangelhafte Gliederung — gegenüber ist das

typische Spaltbein (Fig. 145) im allgemeinen gekennzeichnet durch das Zurücktreten des Protopodites und das Vorwiegen der beiden Spaltäste, sowie dadurch, daß die Gliederung des Protopodites in zwei Glieder (Coxale und Basale) und die der Spaltäste schärfer geworden ist. Zugleich scheint bei der Fortbildung des Blattbeins zum Spaltbein das sehr unvollkommene Gelenk, in dem das Blattbein am Körperstamm artikuliert, sich nicht bloß vervollkommnet, sondern auch distad verschoben zu haben, indem das proximale Stück des Blattbeinprotopodites in den Körperstamm einging. Danach würde nicht das ganze Blattbeinprotopodit, sondern nur sein distales, mit Kieme und Exopodit ausgestattetes Stück dem Protopodit der differenzierteren Gliedmaßen homolog sein. Es scheint jedoch, daß in einzelnen Fällen sich zwischen Stammgelenk und Coxale ein Gliedrest erhalten hat, den man als Rudiment des proximalen Stückes (Procoxale) des Blattbeinprotopodites deuten könnte.

Die dritte Hauptform der Gliedmaßen, das Stabbein, ist aus dem Spaltbein durch Reduktion des Exopodites hervorgegangen (Fig. 164, 210); bei dieser Reduktion wurde das Endopodit zugleich wieder zu dem, was es am Blattbein war: zur direkten Fortsetzung des Protopodites. Die typischen Stabbeine (und schon die Uebergangsformen von Spalt- zu Stabbein) haben fast immer eine beschränkte Zahl von Gliedern, nämlich sieben: 2 Protopodit- und 5 Endopoditglieder.

Während die Gliedmaßen beim Uebergang aus dem Blattbein- in den Spaltbeintypus ihre Funktion im wesentlichen nicht wechselten, sondern nur vervollkommneten, beruhte die Umwandlung der Spaltbeine in die Stabbeine auf einem Funktionswechsel: die Ruderfunktion der Spaltbeine verwandelte sich in die prehensorische der Stabbeine. Diese neue Funktion bleibt zwar auch lokomotorisch, sobald sie im Erfassen der Unterlage, also im Kriechen, Klettern etc. besteht, sie dient aber auch durch Ergreifen und Festhalten der Beute der Ernährung, durch Packen des Feindes der Verteidigung, durch Erhaschen des Weibchens der Begattung; gelegentlich funktionieren Stabbeine auch als Putzorgane. — Von den morphologischen Folgen dieses Funktionswechsels wurden besonders die Thoracopodien betroffen, während die Pleopodien bei den zugleich schwimmenden und kriechenden Arten Ruderspaltbeine blieben und bei den ausschließlich kriechenden Arten zugrunde gingen, wenn sie nicht eine andere Funktion (Respiration, Kopulation, Brutpflege) übernahmen. In seltenen Fällen (manche Decapoda brachyura, Munnopsidae) haben Stabbeine sekundär die Ruderfunktion wieder erhalten und sich demgemäß abgeplattet, ohne sich aber zugleich wieder in Spaltbeine umzuformen.

Außer diesen drei Typen gibt es nun noch eine Menge von Gliedmaßenformen, die sich nicht ohne weiteres in einen von ihnen einfügen lassen, deren Stellung erst durch Vergleich der von den Typen zu ihnen führenden Zwischenformen und durch das Studium der Ontogenese bestimmbar wird. Eine erschöpfende Behandlung aller Formen der Crustaceen-Podien ist hier nicht möglich; sie sollen nur kurz klassifiziert und Beispiele für jede Kategorie angeführt werden. Wir unterscheiden:

1) Das typische Blattbein wird durch die Ruderbeine der Phyllopoda anostraca (Fig. 136) repräsentiert. Das kaum gegliederte,

wenn auch aus gegeneinander beweglichen Stücken bestehende Protopodit ist am Medialrande in 5 unbewegliche Endite geteilt und trägt außer dem abgegliederten distalsten Exit (Exopodit) noch 2—3 proximale Exite (Epipodite). Aehnlich verhalten sich die Ruderbeine der Phyll. conchostraca (Fig. 137), doch ist von den Epipoditen nur das dem Exopodit nächste vorhanden; die distalen Endite sind öfters lang und beweglich, und das Endstück des Protopodites ist als Endopodit abgegliedert; zugleich weist der Bau des proximalen Endites auf die Kauladen der Mundgliedmaßen hin. Als Uebergang zu den Spaltbeinen sind vielleicht schon die Ruderbeine der Phyll. notostraca, besonders die vorderen Paare (Fig. 146), anzusprechen, da ihr Protopodit nicht mehr blattförmig, sondern zylindrisch ist; auch hier ist das Endopodit (am 1. Paar kurz) abgegliedert, und das Protopodit selbst zeigt eine etwas deutlichere Teilung in 2—3 Glieder; die Endite sind lang, und die 3 distalsten haben besonders am 1. Beinpaar die Form langer vielgliedriger Geißeln.

2) Reduzierte Blattbeine. Blattbeine von etwas vereinfachter Form sind die Thoracopodien von Daphniden (Fig. 138), die besonders denen der Phyllopoda conchostraca ähneln, und auch von Cladocera anomopoda, während bei anderen Cladoceren sich mit der Vereinfachung zugleich Streckung und beginnende Gliederung der Thoracopodien verbinden, und so eine Uebergangsform zum Spaltbein entstehen kann (Fig. 149). Als viel weiter reduzierte Blattbeine, deren Reduktion schon bei oder bald nach Beginn ihrer phylogenetischen Umwandlung in die Spaltbeinform begann, dürften sich die beiden Maxillen der meisten Entomostraca auffassen lassen, während die im ganzen nicht weniger reduzierten Maxillen der meisten Malacostraca von einer weiter vorgeschrittenen Zwischenform zwischen Blatt- und Spaltbein abzuleiten wären, von einer Form etwa, wie die der 1. Maxille der Copepoda gymnoplea (Fig. 99) oder der 2. Maxille der Leptostraca (Fig. 126). Wenn diese Auffassung richtig ist, würden die stabbeinförmigen hinteren Maxillen und die ähnlichen Thoracopodien mancher Ostracoden (Fig. 124), wie auch die hinteren Maxillen der Branchiuren (Fig. 122) direkt aus dem Blattbein hervorgegangene Stabbeine sein.

3) Uebergangsformen vom Blatt- zum Spaltbein, an denen sich die wichtigsten Bestandteile der Spaltbeine bereits nachweisen lassen, sind die 1. Maxille der Copepoda gymnoplea (Fig. 99), die 2. Maxille und die Thoracopodien der Leptostraca (Fig. 126, 155), auch noch die 2. Maxille der Schizopoden (Fig. 127) und mancher Decapoda natantia (Fig. 134 B). Hier trägt das noch blattförmige, lappige, relativ große Protopodit 2 zuweilen schon gestreckte und gegliederte Aeste.

4) Für das typische Spaltbein bieten zahlreiche Beispiele die Pleopodien und Uropodien der meisten Malacostraca (Fig. 180 etc.), die Thoracopodien der Copepoda (Fig. 145), Branchiura (Fig. 143), Cirripedia (Fig. 139) und vieler Thoracostraca (Fig. 173), ferner die Antennen der Phyllopoda conchostraca (Fig. 63), Cladocera, Ostracoda, Copepoda (Fig. 67), vieler Thoracostraca (Fig. 78) und Anisopoda (Fig. 76). Auch die Mandibel der Copepoda gymnoplea (Fig. 90) wäre ein typisches Spaltbein, wenn nicht die Coxallade so stark vorwöge. — Man könnte 2 Gruppen von Spaltbeinen unterscheiden: mit

ähnlichen und mit unähnlichen Spaltästen; von der 2. Gruppe leiten sich die Stabbeine her.

5) Reduzierte Spaltbeine nennen wir einmal solche Gliedmaßen, die einen Ast verloren haben, ohne daß jedoch der Rest der Gliedmaße den Typus der nächsten Kategorie angenommen hätte, wie die Antenne der Leptostraca (Fig. 70), Sympoda (Fig. 71), Arthrostraca (Fig. 73, 74) und mancher Decapoda (Fig. 79) und einige oder alle Pleopodien von Leptostraca (Fig. 181), Anomostraca (Fig. 185), Schizopoda, Sympoda, Amphipoda etc. — und dann solche, von denen überhaupt nur kleine Reste übrig sind, wie von den Antennen der Phyllopoda notostraca und Anostraca und den hintersten Beinen der Copepoda (Fig. 144). Auch die Mandibel, die bei Copepoda und auch bei Ostracoda und Anomostraca noch im adulten Stadium Spaltbeinform haben kann und sie in anderen Gruppen im Nauplius-Stadium (Fig. 85) aufweist, dürfte allgemein als Spaltbein aufzufassen sein, dessen 2. Protopoditglied mit den Aesten auf eine Reihe weniger Glieder reduziert oder ganz ausgefallen ist.

6) Als Uebergangsformen vom Spalt- zum Stabbein sind manche Thoracopodien von Thoracostraca (Fig. 164) und Anisopoda (Fig. 172) dadurch gekennzeichnet, daß entweder der schwindende Spaltast (meistens das Exopodit, nur an den Gehbeinen der Stomatopoden das Endopodit) noch in mehr oder minder reduzierter Form vorhanden ist und seine Ruderfunktion in vermindertem Maße noch ausübt, während der bleibende Spaltast den Wechsel der Funktion und des Baues bereits durchgemacht hat — und auch dadurch, daß, nach dem Schwinden des Exopodites, Protopodit und Endopodit noch nicht einen einheitlichen Stab bilden.

7) Auch die typischen Stabbeine finden sich fast nur unter den Thoracopodien der Malacostraca (Fig. 168, 174, 176—179); doch haben die Antenne, hintere Maxille und Thoracopodien mancher Ostracoden (Fig. 124, 153), auch die Antenne, der Maxilliped und die männlichen Kopulationsbeine mancher Copepoden (Fig 68, 142, 150, 151) ganz ähnlichen Bau.

Die vorangehenden Betrachtungen beziehen sich nur auf die postoralen Gliedmaßen, während die präoralen unberücksichtigt blieben. Bei den erwachsenen Cr. liegt der Mund überall zwischen den Rumpfgelenken der beiden Mandibeln (Fig. 135), also hinter (oft weit) den Antennen. Gleichwohl berechtigen die Innervierung der Antennen, ihre Lage bei vielen Jugendformen und ihr rostrades Vorrücken während der Ontogenese zu der Annahme, daß die Antennen ursprünglich hinter oder wenigstens neben dem Munde am Rumpfe artikulierten. Man bezeichnet daher die Antennen und alle folgenden Gliedmaßen als postoral. Präorale Gliedmaßen sind nur die Antennulae und das Gliedmaßenpaar, von dem die Augenstiele ein Rest sind.

Außer durch ihre und ihrer Ganglien präorale Lage stehen die Antennulae (Fig. 44 59) auch dadurch im Gegensatz zu den postoralen Gliedmaßen, daß sie nie als Blatt- oder Spaltbeine angelegt werden. Sie entstehen vielmehr stets als eine einzige Gliedreihe und behalten diese Form entweder auch in definitivem Zustande bei oder erhalten erst im späteren Verlauf der Ontogenese einen oder zwei geißelförmige Nebenäste, die man als Homologa der Exopodite von Spaltbeinen kaum deuten kann, weil sie in anderer Weise und

weiter distal entstehen als die Spaltäste der postoralen Gliedmaßen. Obwohl es nun auch Spaltbeine gibt, die zunächst als eine einzige Gliedreihe entstehen und deren Protopodit nicht durchaus auf 2 Glieder beschränkt ist, so genügen die angeführten Unterschiede doch, um die Antennulae nicht mit den postoralen Gliedmaßen in dieselbe Kategorie zu stellen. Dagegen sind sie und die Augenstiele homodyname Körperanhänge (Hofer 1894, Giesbrecht 1910).

Denn die Tatsache, daß das vorderste, die Augen tragende Kopfstück bei den Stomatopoden mit dem folgenden (ebenfalls selbständigen) Segmente artikuliert, und daß es bei den Podophthalma im Vorderhirn liegende, die Augenstiele innervierende Ganglienzellhaufen einschließt, nötigt uns, dies Stück als Metamer aufzufassen und ihm ein (wenigstens) Gliedmaßenpaar zuzusprechen. Besonders aber beweist (da bei Crustaceen die Regeneration stets eine Homomorphose ist) der experimentelle Ersatz amputierter Stielaugen durch antennulenähnliche Regenerate (Herbst 1896, 1901), daß die dem Augensegment zukommende Gliedmaße ursprünglich antennulenartig war. Wir nehmen daher an, daß die Protostraca oder vielmehr deren Vorfahren an Stelle der Stielaugen ein der heutigen Antennula ähnliches Gliedmaßenpaar (Praeantennula) besaßen, und daß diese Praeantennula sich zurückbildete (und in ihren Funktionen durch die Antennula ersetzt wurde), als die Komplexaugen und die zugehörigen Hirnteile sich übermächtig entwickelten. Die Rückbildung brachte aber nur den distalen Teil der Praeantennula zum Schwinden; der proximale wurde als Sitz der Komplexaugen in Anspruch genommen, ebenso wie später das 1. Schaftglied der Antennula mancher Malacostraken als Sitz eines anderen Sinnesorganes, des Gleichgewichtorganes. Daß das neue Sehorgan aber nicht mehr, wie das bereits vorhandene Becherauge, sich im Kopfe selbst, sondern in einem beweglichen Kopfanhang ausbildete, war für seine Funktionen offenbar vorteilhaft, und es ist einfacher anzunehmen, daß für diesen Vorteil ein schon vorhandener beweglicher Kopfanhang, eben die Praeantennula, verwendet wurde, als daß dafür ein besonderer Fortsatz hervorgewachsen und beweglich geworden wäre. Der Mangel von Augenstielen bei manchen Malacostraken und Entomostraken aber ist, wie man ihre Entstehung auch ansehen mag, aus Rückbildung zu erklären, ein Vorgang, von dem bei Apseudes und in der Ontogenese der Copepoden (Fig. 311) sich Spuren erhalten zu haben scheinen.

A. Präorale Gliedmaßen.

a) Augenstiele.

Gestielte Komplexaugen haben die Leptostraken, Schizopoden, Dichelopoden, Decapoden, Stomatopoden (Fig. 201, 216, 219, 223 etc.), ferner unter den Phyllopoden die Anostraca, unter den Anomostraken die Anaspididae, endlich das Amphipodengenus Ingolfiella. Bei den Dichelopoden ist der Stiel öfters zweigliedrig; bei manchen Decapoden kann er sehr lang (Podophthalmus), ebenfalls zweigliedrig und sogar (Hippa, Homola, Ranina) dreigliedrig sein.

Die Augenstiele sind bereits bei den ausschlüpfenden Jungen der Leptostraken, Schizopoden und der meisten Stomatopoden und Decapoden beweglich; bei Arten, deren Larvenleben schon auf früheren

Stadien beginnt, werden sie es erst nach dem Verlassen des Eies, bei Lysiosquilla bald danach, bei Dichelopoden im Beginn der Furcilia-Periode, bei Peneidae und Sergestidae in der Zoea-Periode; die Augenstiele der Phyll. anostraca gliedern sich erst ab, wann die Jungen den größten Teil der Thoracopodien aufweisen. Zuweilen (Stomatopoda) sind die Augenstiele der Larven länger als die der Adulten.

b) Antennulen (Fig. 44—60).

Die Antennulen (vordere, innere Antennen) bestehen bei allen Entomostraca (bei Phyllopoda, Cladocera und besonders Cirripedia sind sie sehr reduziert) und vielen Malacostraca (Isopoda, Lucifer und vielen Sympoda, Anisopoda, Amphipoda) aus nur einer Reihe von Gliedern (Fig. 44, 46, 59). Bei anderen Malacostraken trägt der proximale Teil der Antennulen (Schaft, Pedunculus, *P*) am Ende Geißeln (Flagella, *F*), meistens 2, eine lateroventral ansitzende, mit Aesthetasken besetzte Sinnes- oder Hauptgeißel (*F.ä*) und eine mediodorsale Nebengeißel (*F.p*), die meist die kürzere ist (Fig. 53, 60), an den eingeißeligen Antennulen fehlt und bei den Leptostraca (Fig. 51) aus einer laterodorsal ansitzenden ovalen Lamelle besteht. Die Stomatopoden (Fig. 56) und einige Decapoda natantia (Fig. 52) haben 3 Geißeln: bei ihnen ist von der Hauptgeißel (bei den Stomatopoden

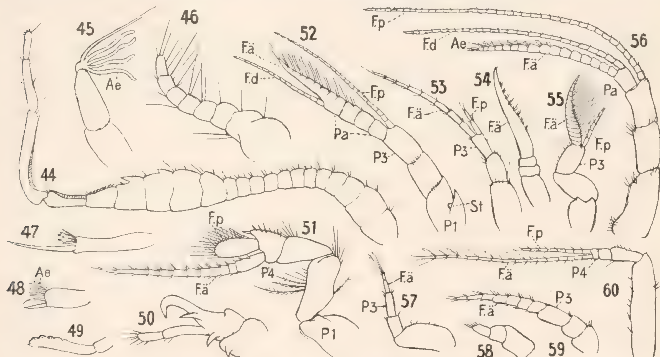


Fig. 44—60. **Antennulen.** Fig. 44. **Copepoda gymnoplea** ♂. Fig. 45. **Halocyprididae.** Fig. 46. **Cyprididae.** Fig. 47. **Daphniidae** ♂. Fig. 48. **Daphniidae** ♀. Fig. 49. **Phyllopoda conchostraca.** Fig. 50. **Branchiura.** Fig. 51. **Leptostraca.** Fig. 52. **Eucyphidea.** Fig. 53. **Gammaroidea.** Fig. 54. **Hyperoidea.** Fig. 55. **Dec. Brachyura.** Fig. 56. **Stomatopoda.** Fig. 57. **Sympoda.** Fig. 58, 59. **Isopoda.** Fig. 60. **Apseudidae.** *Ae* Aesthetasken, *F.ä* Sinnesgeißel, *F.d* distale Nebengeißel, *F.p* proximale Nebengeißel, *P 1, 2, 3, 4* Schaftglieder, *Pa* akzessorische Schaftglieder, *St* Statocyste.

an der medialen, bei den Decapoden an der lateralen Seite) eine zweite (distale) Nebengeißel (*F.d*) abgespalten. Diese Spaltung geht indessen nicht bis an das Schaftglied hinab, an dem die proximale Nebengeißel entspringt; vielmehr bleiben die proximalen Glieder der Hauptgeißel ungespalten (bei den Stomatopoden nur eins, bei den Decapoden mehrere) und werden dadurch zu akzessorischen Schaft-

gliedern (*Pa*). Eine sekundäre Reduktion der 3 Geißeln auf 2 kann bei den Eucyphidea dadurch eintreten, daß die distal von der Spaltung befindlichen Glieder der Hauptgeißel verkümmern, wodurch dann die proximalen Glieder der Hauptgeißel mit den Gliedern der distalen Nebengeißel eine fortlaufende Reihe von Gliedern, also scheinbar eine einzige Geißel, bilden. Die ursprüngliche Zahl der eigentlichen Schaftglieder scheint größer als 3 zu sein; nach der Ontogenese der Antennulae der Stomatopoda 4, der Peneidae und Sergestidae sogar 5: die Leptostraca (Fig. 51) und Anisopoda (Fig. 60) haben auch im adulten Zustande noch 4 Schaftglieder, während deren Zahl bei adulten Anomostraca, Dichelopoda, Schizopoda, Sympoda, Amphipoda, Decapoda, Stomatopoda (Fig. 52 etc.) auf 3 reduziert ist. — Obwohl die distale Grenze des Schaftes unzweideutig nur durch den Ursprung der proximalen Nebengeißel bestimmt ist, so läßt sich doch auch oft an den eingeißeligen Antennulen der Malacostraca ein dickerer Schaft von der dünneren Geißel unterscheiden (Fig. 59); wo der Schaft aber unmerklich in die Geißel übergeht, sind die Schaftglieder noch an den Muskeln kenntlich, die sie enthalten und die den Geißelgliedern fehlen.

Die Larven der mit mehr als einer Geißel versehenen Antennulen haben die proximale Nebengeißel entweder schon beim Ausschlüpfen oder (Dichelopoda, Lysiosquilla) erhalten sie auf vorgerückten Stadien durch Knospung aus dem Schaft, und noch später die distale Nebengeißel durch Längsspaltung der Hauptgeißel.

Die Glieder der Antennulen der Entomostraca lassen sich mit denen der Malacostraca einstweilen nicht homologisieren, und selbst innerhalb derselben Entomostrakenordnung ist ihre Homologisierung nur in beschränktem Maße möglich.

Die Antennulen funktionieren allgemein als Tast- und besonders als Geruchsorgane; zur Perzeption von Riechstoffen dienen die als Leydigsche Organe oder Aesthetasken bezeichneten Anhänge, die sich bei mehrgeißeligen Antennulen besonders an der Hauptgeißel (Fig. 55, 56) finden und bei den Männchen meist stärker entwickelt sind als bei den Weibchen. Die Decapoden und Anomostraken haben außerdem im 1. Schaftglied ein Gleichgewichtsorgan. Andere gelegentliche Funktionen treten hinter jener zurück, doch sind die Antennulen aller Nauplien Ruderorgane.

Phyllopoda (Lit. S. 22), Fig. 49. Antennulae stabförmig (auch bei den Nauplien der Notostraca und Anostraca, bei denen der Conchostraca winzig), nicht oder undeutlich gegliedert, Sinnesorgane.

Cladocera (Lit. S. 22), Fig. 47, 48. Antennulae ungegliederte Stäbchen, Sinnesorgane, beim ♂ außerdem zuweilen Greiforgane; auch beim Nauplius von Leptodora kurz, knopfförmig.

Ostracoda (Lit. S. 22), Fig. 45, 46. Antennulae höchstens 8- (beim Nauplius 4-)gliedrig, Bewegungs- oder Sinnesorgane oder beides zugleich, beim ♂ bisweilen Greiforgane.

Cirripedia (Lit. S. 22), Fig. 42. Die rudimentären Antennulae sind bei den Thoracica winzige, am festgehefteten Kopfende versteckte Stummel, bei den Ascothoracica mit Klammerhaken versehen, sonst im adulten Stadium nur noch bei Proteolepas und den Zwergmännchen der Abdominalia vorhanden; beim Nauplius haben sie 4 (—6) Glieder, deren letztes einen Aesthetask trägt; der Cyprispuppe dienen sie mit ihrem

Saugnapfe am 3. Gliede zur Anheftung; ob das 1. Glied nach der Anheftung in den Kopf aufgenommen wird, ist zweifelhaft.

Branchiura (Lit. S. 25), Fig. 50. Antennulae wenig gliedrig, Klammer- und Tastorgane, zuweilen fehlend.

Copepoda (Lit. S. 25), Fig. 44. Bei den Gymnoplea sind die Antennulae zuweilen länger als der Körper, haben bis 25 Glieder und dienen als Balancier- und Sinnesorgane; eine Antennula, meist die rechte, dient den ♂ einiger Familien (Centropagidae, Pontellidae etc.) zum Erhaschen der ♀ (sie hat ein Kniegelenk zwischen dem 18. und 19. Gliede, umgeformte Muskulatur etc.); in anderen Familien ist diese Einrichtung (die die Vorfahren der Copepoden an beiden männlichen Antennulae hatten) verloren gegangen. Die Antennula des Nauplius ist in 3 Abschnitte gegliedert; die weitere Gliederung schreitet im ganzen proximad fort; aus Abschnitt III entstehen Glied 19—25, aus dem dreiringeligen Abschnitt II: Glied 8—18, aus I: Glied 1—7. Bei den schwimmenden Podoplea entwickeln sich die Antennulae ähnlich, erreichen aber nie die Gliedzahl 25; die Antennulae der ♂ genikulieren, wenn überhaupt, beide: jedoch büßen die Antennulae der ♂ ihre Funktion als Greiforgane ein, wenn sich andere Gliedmaßen zu Greiforganen ausbilden, oder die ♀ ihre Schwimmfähigkeit verlieren.

Leptostraca (Lit. S. 26), Fig. 51. Schaft der Antennula 4-, Hauptgeißel bis 16-gliedrig; Nebengeißel ungegliedert, lamellös, schon beim Embryo vorhanden.

Anisopoda (Lit. S. 26), Fig. 60. Schaft 4-gliedrig; beide Geißeln (schon beim Embryo vorhanden) viel-, bei den Tanaidae aber meist wenig gliedrig; Nebengeißel kann fehlen, seltener auch die Hauptgeißel; diese beim ♂ öfters mit mehr Gliedern und Aesthetasken als beim ♀.

Isopoda (Lit. S. 26), Fig. 58, 59. Eine Nebengeißel wurde an der Antennula nur bei den ♂ einiger Parasiten und ein Rudiment davon auch bei Bathynomus beobachtet. Der Gegensatz zwischen drei dicken Schaftgliedern und einer dünneren Geißel ist nicht immer deutlich; die Geißel ist vielgliedrig bis ungegliedert, so daß die ganze Gliedmaße schließlich aus nur 2—3 Gliedern bestehen kann (Oniscoidea, manche Desmosomatidae etc.).

Amphipoda (Lit. S. 27), Fig. 53, 54. Länge der Antennulae sehr verschieden im Verhältnis zum Körper; Schaft meist 3-gliedrig; Hauptgeißel von sehr wechselnder Gliedzahl, öfters mit Aesthetasken, seltener mit Calceoli; Nebengeißel bei manchen Gammaridae fast so lang wie die Hauptgeißel, meistens kürzer, bei Leucothoe etc. rudimentär, bei vielen anderen Gammaroidea, bei den Laemodipoda und fast allen Hyperioidea (ausgenommen Synopiidae) fehlend. Bei den Hyperioidea ist der Schaft öfters nur 2- oder 1-gliedrig, und die Geißel, beim ♂ nicht selten länger und reicher gegliedert als beim ♀, besteht manchmal aus einem langen starren Griffel.

Anomostraca (Lit. S. 27). Schaft der Antennula 3-gliedrig; zwei vielgliedrige Geißeln.

Sympoda (Lit. S. 27), Fig. 57. Antennula klein; Schaft 3-, beide Geißeln wenig gliedrig; Nebengeißel kann fehlen; Aesthetasken an der Hauptgeißel, beim ♂ zahlreicher als beim ♀.

Schizopoda (Lit. S. 28). Schaft der Antennula 3-gliedrig, am 3. Gliede der Männchen ein Fortsatz mit Sinneshaaren; beide Geißeln vielgliedrig, Hauptgeißel mit Aesthetasken.

Dichelopoda (Lit. S. 28). Schaft der Antennula 3-, beide Geißeln vielgliedrig; Aesthetasken an der Basis der Hauptgeißel. — Die Antennula, beim Nauplius zunächst ungegliedert, teilt sich dann in ein langes (Schaft) und ein kurzes (Hauptgeißel) Glied; in der Calyptopis-Periode erscheint am Ende des Schaftes mediodorsal von der Hauptgeißel die Nebengeißel; dann teilt sich der Schaft in 3 Glieder und beginnt die Gliederung der Geißeln.

Decapoda (Lit. S. 28), Fig. 52, 55, 202. Schaft der Antennulae 3-gliedrig; im 1. Gliede die Statocyste, bei den Eucyphidea von einer Lamelle (Stylocerit) bedeckt. Das 3. Schaftglied trägt meistens eine mit Aesthetasken besetzte Hauptgeißel und eine Nebengeißel (über die zweite Nebengeißel der Natantia s. oben S. 36). Lucifer hat nur eine Geißel als direkte Fortsetzung des Schaftes; selten ist die Sinnesgeißel rudimentär oder (Albunea) fehlt; bei Hymenocera ist sie lamellös; die Nebengeißel von Sergestes ♂ ist ein Greifapparat. — In der Ontogenese der Antennula treten bei Peneidae und Sergestidae transitorische Gliederungen auf (so ist der beim Nauplius ungegliederte, von der Mysis-Periode an 3-gliedrige Schaft der Peneidae inzwischen 5-gliedrig; auch bei der Protozoea von Sergestes ist das proximale Stück 5-gliedrig). Die Nebengeißel erscheint in der Mysis-, bei Anomura und Brachyura in der Metazoea-Periode.

Stomatopoda (Lit. S. 29), Fig. 56. Antennulae mit 3-gliedrigem Schaft und 3 vielgliedrigen Geißeln; die distale Nebengeißel und die mit Aesthetasken ausgestattete Hauptgeißel haben ein gemeinsames Glied (akzessorisches Schaftglied). Das 1. Schaftglied entsteht ontogenetisch aus der Verschmelzung zweier zunächst getrennter Glieder; die proximale Nebengeißel sproßt aus dem 3. Schaftgliede hervor, wann dies noch nicht vom 2. Schaftgliede und von der Hauptgeißel gesondert ist; die distale Nebengeißel spaltet sich von der ventromedialen Seite der Hauptgeißel ab. Die Geißelglieder vermehren sich durch Gliederung des distalen Stückes des proximalsten Geißelgliedes.

B. Postorale Kopfgliedmaßen.

a) Antenne (Fig. 61—84).

Unter den Gliedmaßen des Kopfes zeigt die Antenne (hintere, äußere Antenne) den Typus des Spaltbeins am häufigsten. Wir finden sie so bei adulten Entomostraca: Phyllopoda conchostraca (Fig. 63), den meisten Cladoceren, vielen Copepoden (Fig. 67) und manchen Ostracoden, ferner bei Larven dieser Ordnungen (Fig. 62) und von Cirripedien (Fig. 61) und Branchiuren (Fig. 65), sogar von Dichelopoden (Fig. 82) und einigen Decapoden (Fig. 84), bestehend aus einem 2- (auch wohl mehr-)gliedrigen Protopodit und zwei Aesten, von denen das Exopodit der reicher gegliederte zu sein pflegt; die Antenne hat die Spaltbeinform auch bei adulten Malacostraca (Dichelopoda, Stomatopoda, den meisten Schizopoda und einem Teil der Anisopoda, Anomostraca und Decapoda; Fig. 76, 78), wiewohl etwas modifiziert, insofern als das Exopodit eine platte, kaum gegliederte Flosse (Squama, Scaphocerit) bildet, während das Endopodit zu einer vielgliedrigen Geißel geworden ist. In fast allen genannten Ordnungen gibt es indessen auch Arten mit einästigen Antennen (Fig. 69, 79), und die Antennen der Leptostraca, Sympoda, Isopoda, Amphipoda (Fig. 70—75) sind

dies stets: wie der Vergleich und in vielen Fällen auch die Ontogenese zeigt, ist der fehlende Ast das Exopodit (vielleicht mit Ausnahme der Klammerantennen der männlichen Phyllopoda anostraca). Bei den Entomostraca hängt der Verlust des Exopodits gewöhnlich mit der Umwandlung der Gliedmaße in ein prehensorisches Organ zusammen (Fig. 68, 69). Geht bei den Malacostraca das Exopodit ver-

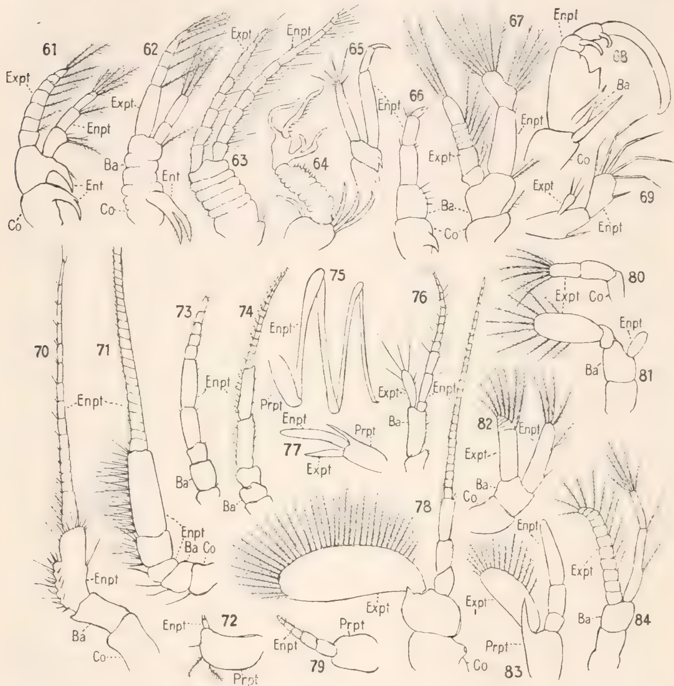


Fig. 61—84. **Antennen.** Fig. 61. **Cirripedien**-Nauplius. Fig. 62. **Phyllopoden**-Larve. Fig. 63. **Phyll. conchostraca.** Fig. 64. **Phyll. anostraca** ♂. Fig. 65. **Branchiuren**-Larve. Fig. 66. **Branchiura.** Fig. 67. **Cop. gymnoplea.** Fig. 68, 69. **Cop. podoplea.** Fig. 70. **Leptostraca.** Fig. 71. **Sympoda** ♂. Fig. 72. **Sympoda** ♀. Fig. 73. **Isopoda.** Fig. 74. **Gammaroidea.** Fig. 75. **Hyperoidea** ♂. Fig. 76. **Apseudidae.** Fig. 77. **Dec. Brachyura.** Metazoea. Fig. 78. **Thoracostraken-** und **Anomostraken**-Typus. Fig. 79. **Dec. Brachyura.** Fig. 80, 81. Junge **Stomatopoden.** Fig. 82, 83. Junge **Dichelopoden.** Fig. 84. **Peneiden**-Nauplius. *Ba* Basale, *Co* Coxale, *Enpt* Endopodit, *Ent* Endit, *Expt* Exopodit, *Prpt* Protopodit.

loren, so gleicht die Antenne öfters einer eingeißeligen Antennula (Fig. 70—74); die drei proximalen Glieder ihres Endopodites bilden dann zusammen mit dem Protopodit einen 5-gliedrigen Schaft, dessen Glieder manchmal ohne Grenze in die Geißelglieder übergehen und zum Teil miteinander oder mit dem Kopfsegment verschmelzen können.

Daß die Antenne auch bei den jüngsten Larven nie mehr die Blattbeinform aufweist, sondern fast überall ein typisches Spaltbein ist, mag wohl daher kommen, daß die Gliedmaßen dieser pelagischen Larven eine um so vollkommenere Ausbildung als Ruderorgane haben müssen, in je geringerer Zahl sie vorhanden sind. So ist es nicht überraschend, daß die Antennen auch bei den jüngsten Larven solcher Entomostraken Spaltbeinform haben, bei denen sie im adulten Zustande einästig oder verkümmert sind: dagegen ist es um so auffälliger, daß sie bei den jüngsten Larven vieler Decapoda reptantia und denen der Stomatopoden nur einen Ast (Exopodit) besitzen (Fig. 80) und sich erst nachher zum Spaltbein ausbilden, indem das Endopodit hervorsproßt (Fig. 77, 81) und das Exopodit sich zur Schuppe um- (oder ganz zurück-)bildet. Dies verspätete Erscheinen des Endopodits ist cänogenetisch, und dasselbe gilt von der gänzlichen Unterdrückung des Exopodits während der Ontogenese der einästigen Antennen der Leptostraca, Isopoda, Amphipoda und Sympoda.

Die primäre Funktion der Antenne ist das Rudern; sie ist das Hauptruderorgan bei den jüngsten Larven der Crustaceen und ein wesentliches bei vielen adulten Entomostraken, und diese Funktion änderte sich bei vielen Malocostraken nur wenig durch die Umwandlung des Exopodits in ein Steuerruder (Squama). Indessen vereinigte die Antenne der Protostraca (wie noch heute die Mandibel der Copepoda gymnoplea) mit der lokomotorischen auch die mastikatorische Funktion, was aus ihrer ursprünglichen Lage neben dem Munde (s. oben S. 34) und daraus zu schließen, daß ihr Protopodit bei Entomostrakenlarven noch Endite trägt, deren Hakenborsten oder Kieferhaken zum Packen und Zerreißen der Beute verwendet werden (Fig. 61, 62), bis die Mandibellade diese Funktion übernimmt. Als bei den Nachkommen der Protostraca diese Nebenfunktion an die Mandibel überging, behielt die Antenne entweder bloß die lokomotorische Funktion übrig, oder erwarb andere, wie besonders die des Klammerns oder auch Kriechens, oder sie wurde zu einem Hilfsorgan der Antennulae, oder rudimentär wie bei vielen Phyllopoden und besonders bei den Cirripedien.

b) Mandibel (Fig. 85—97).

Das Organ der Hauptfunktion der Mandibel (Vorderkiefer, Oberkiefer) ist die Kaulade, d. h. das Endit des Coxale; es hat sich auf Kosten der übrigen Teile der Gliedmaße ausgebildet. Die Mandibel zeigt deshalb bei adulten Tieren nur noch selten den Typus eines Spaltbeines: bei Copepoden (Fig. 90), in sehr reduzierter Form auch bei Ostracoden (Fig. 89) und bei Paranaspides (Fig. 94). Schon bei diesen Arten sieht das Basale mit den beiden Aesten oft nur wie ein Anhängsel (Palpus) der coxalen Kaulade aus: in höherem Maße pflegt das der Fall bei solchen Arten zu sein, bei denen der distal vom Coxale gelegene Abschnitt der Gliedmaße aus nur einer Reihe von (sehr oft 3) Gliedern besteht (Fig. 92, 97). Nach völligem Verschwinden dieses Abschnittes bleibt schließlich bei Phyllopoda, Cladocera, Branchiura, Cirripedia, Sympoda, Anisopoda und vielen Isopoda, Decapoda etc. nur die Kaulade übrig (Fig. 86, 88, 93). Die Kaulade ist überall da, wo sie nicht im Dienst einer besonders gearteten Nahrungsaufnahme besondere Form angenommen (Parasiten, Fig. 91), ein stark chitinisiertes Gebilde, dessen im ganzen beilförmiger, mediad

gekehrter, unter das Epistom geschobener Abschnitt einen bezahnten Rand hat, mit einer ventralen, den Lippen anliegenden, und einer dorsalen oder anterodorsalen, in den Rachen hineinragenden Ecke. Während bei den Entomostraken die gröberen Zähne des ventralen Randstückes allmählich in die feineren dorsalen überzugehen pflegen (Fig. 86, 88, 90), ist bei den Malacostraken der Kaurand sehr oft in zwei Fortsätze geteilt (Fig. 93, 94): in einen ventralen Fortsatz (Pars incisiva oder Psalistom), mit spitzeren Zähnen und einem öfters beweglichen Anhang (Processus incisivus accessorius, Lacinia mobilis) versehen, und in einen plumperen dorsalen Fortsatz (Pars molaris); zugleich sind die Kauladen der Malacostraken asymmetrisch (Fig. 93), oft beträchtlich. — Es ist fast überall ausschließlich das Coxale, dessen Endit die Kaulade bildet, nur bei einigen Ostracoden (Fig. 89) schiebt

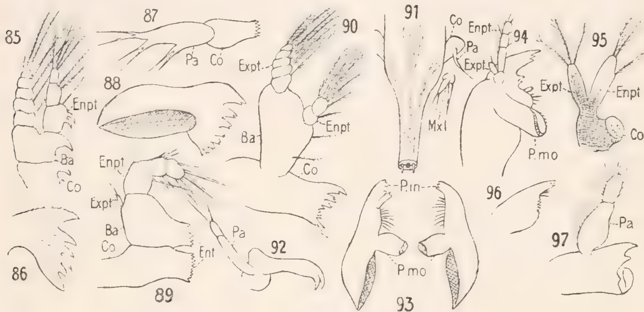


Fig. 85—97. **Mandibeln.** Fig. 85. **Cirripedien**-Nauplius. Fig. 86. **Cirr. thoracica.** Fig. 87. **Phyllopoden**-Larve. Fig. 88. **Phyllopoda.** Fig. 89. **Halocyprididae.** Fig. 90. **Cop. gymnoplea.** Fig. 91. **Asterocheridae.** Fig. 92. Junger **Branchiure.** Fig. 93. **Sympoda.** Fig. 94. **Paranaspides.** Fig. 95—97. **Peneidae**, Metanauplius, Zoea, adult. *Ba* Basale, *Co* Coxale, *Enpt* Endopodit, *Ent* Endit, *Expt* Exopodit, *Mxl* 1. Maxille, *Pa* Palpus, *P.in* Pars incisiva, *P.mo* Pars molaris, *Prpt* Protopodit.

auch das Basale eine ähnliche Kaulade vor; daß außer den Gliedern des Protopodites aber auch die des Endopodites die Fähigkeit zur Bildung von Enditen haben, beweisen besonders die Nauplien der Cirripedien (Fig. 85).

Die Mandibel der Copepoden und Cirripedien, gleichviel ob sie bei adulten Tieren Spaltbeinform oder nur einen einästigen Palpus hat oder nur aus der Lade besteht, ist bei den jüngsten Larven ein typisches Spaltbein (Fig. 85); nicht so gut ausgeprägt ist dieser Typus bei den Larven der Phyllopoden (Fig. 87), und bei denen der Branchiuren (Fig. 92) und von Leptodora trägt die Coxallade nur einen (später sich rückbildenden) einästigen Palpus; die Mandibel der übrigen Cladoceren und der Ostracoden entwickelt sich, ohne kompliziertere Formen, als sie beim adulten Tier hat, durchzumachen. So ist es auch bei den meisten Malacostraken; nur wenn deren Junge als Nauplien oder Metanauplien ausschlüpfen (Dichelopoda, Peneidae, Sergestidae) ist die Mandibel ein Spaltbein (Fig. 95). Es ist nun sehr auffällig, daß Basale und Aeste des Spaltbeins dieser Larven sich nicht allmählich in den Palpus der Adulten umbilden, sondern alsbald ganz

abgeworfen und erst nach mehreren Stadien, in denen die Mandibel nur aus der Coxallade besteht (Fig. 96), durch den allmählich hervorsprossenden Palpus ersetzt werden (Fig. 97). Man darf wohl fragen, ob ein derart entstehender Palpus als Homologon des Mandibelspaltbeins der Nauplien und des aus diesem hervorgehenden Palpus anderer Krebse anzusehen ist; und da das Mandibelspaltbein der Nauplien nicht als spezifisch larvales Organ aufgefaßt werden kann (da es bei den Copepoden persistiert), so bliebe die Möglichkeit, daß der erst in späteren Entwickelungsstadien hervorsprossende Palpus der meisten Malacostraken eine Neubildung (Epipodialanhang?) wäre.

Die Funktion der Coxallade besteht allgemein in der Zerkleinerung der Nahrung; nur bei Nauplien, deren Antennen noch Kieferhaken tragen, ist sie zunächst ein funktionsloser Höcker. Wo ein Mandibelspaltbein von einiger Größe erhalten ist, dient es der Lokomotion und zugleich dem Herbeistrudeln von Nährkörpern; die Funktion des Palpus ist fraglich. Bei Ostracoden kann das Exopodit eine Atemplatte, das Endopodit ein Greiforgan sein.

c) Vordere Maxille (Fig. 98—118).

Auch an der vorderen Maxille (1. Maxille, Hinterkiefer, Unterkiefer, Maxillula) läßt sich fast überall eine mangelhafte Ausbildung aller der Bestandteile konstatieren, die nicht direkt der Nahrungsaufnahme dienen. Nur bei den Copepoda gymnoplea (Fig. 99) hat

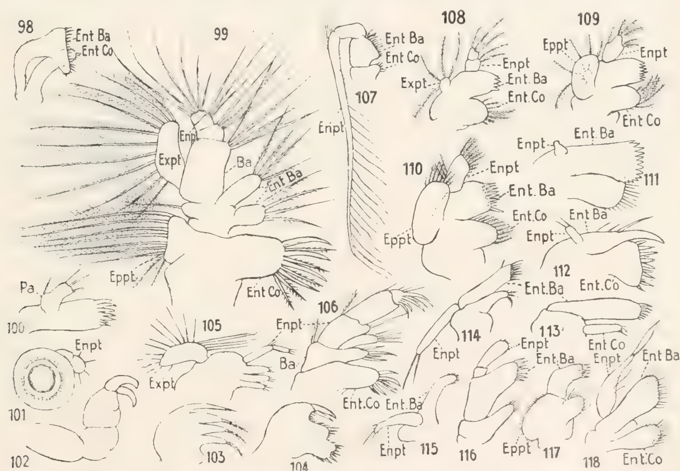


Fig. 98—118. **Vordere Maxillen.** Fig. 98. **Phyll. notostraca.** Fig. 99. **Cop. gymnoplea.** Fig. 100. **Cop. podoplea.** Fig. 101. **Branchiura.** Fig. 102. **Branchiuren-**Larve. Fig. 103. **Cladocera.** Fig. 104. **Cirr. thoracica.** Fig. 105. **Cyprididae.** Fig. 106. **Cypridinidae.** Fig. 107. **Leptostraca.** Fig. 108—110. **Dichelopoda,** Ontogenese. Fig. 111. **Anomostraca.** Fig. 112. **Stomatopoda.** Fig. 113. **Isopoda.** Fig. 114. **Sympoda.** Fig. 115. **Tanaidae.** Fig. 116. **Amphipoda.** Fig. 117. **Schizopoda.** Fig. 118. **Peneidae.** *Ba* Basale, *Co* Coxale, *Enpt* Endopodit, *EntBa* Endit des Basale, *EntCo* Endit des Coxale, *Eppt* Epipodit, *Expt* Exopodit, *Ext* Exit, *Pa* Palpus.

sie einen komplizierteren Bau; hier trägt ein 2–3-gliedriges Protopodit (das 3. Glied entsteht durch Abgliederung des proximalen Stückes des Basale) nicht bloß mehrere Endite und eine beborstete Epipodialplatte, sondern auch wohlentwickelte Spaltäste. Von diesen Bestandteilen finden sich bei den Ostracoden (Fig. 105, 106) meistens die 3 Endite (das proximale gehört zum Coxale, die beiden distalen zum Basale) und ein relativ großes, bis 3-gliedriges Endopodit; aber das Exopodit und die Gliederung des Protopodites fehlt oft. Bei den übrigen Entomostraken ist die Maxille nur eine mit Enditfortsätzen (bei den Cladoceren ebenfalls 3) versehene Platte (Fig. 98, 103, 104); nur bei den Branchiuren (Fig. 101) ist sie eigentümlich umgeformt. Den adulten Leptostraken und Malacostraken (Fig. 107, 110–118) scheint das Exopodit durchaus zu fehlen. Ein Epipodit haben unter ihnen nur die Dicheloporen (Fig. 110) und in reduzierter Form auch die Schizopoden (Fig. 117). Sonst besteht die Maxille der Malacostraken überall aus 2 Enditen, von denen das des Coxale das schwächere zu sein pflegt und fehlen kann, und einem Endopodit (Palpus), das den Isopoden (Fig. 113) und meisten Schizopoden mangelt.

Die Ontogenese der 1. Maxille ist fast immer direkt; daher gründet sich die Annahme, daß ihre Form bei den meisten Crustaceen das Resultat einer phylogenetischen Rückbildung aus einem Blattbein oder einem dem ähnlichen Spaltbein ist, hauptsächlich auf ihren Bau bei den Copepoden. Nur bei den Dichelopoden und den primitiven Decapoden weist das transitorische Auftreten eines Exopodites und die reichere Gliederung des Endopodits der Maxille der Larven (Fig. 108—110) auf die Abkunft von einer der Copepodenmaxille ähnlichen Gliedmaßenform hin.

Die Hauptfunktion der 1. (wie auch der 2.) Maxille ist wohl, die Beute festzuhalten und gegen die Lippen zu drücken, während sie von den Mandibelladen zerkleinert wird. Nebenfunktionen der 1. Maxille sind die Erregung von Wasserstrudeln zum Zweck der Herbeischaffung von Nahrungsteilchen oder von Atemwasser (Copepoda, Ostracoda), Putzen der Schale und Kiemenkammer (Leptostraca, Anisopoda, Sympoda) und Anheften an die Unterlage (Branchiura).

d) Hintere Maxille (Fig. 119—134).

Während die 1. Maxille bei manchen Entomostraken reicher gegliedert ist als bei irgendwelchen Malacostraken, ist für die hintere Maxille (2. Maxille, Beikiefer, Maxilla s. str.) eher das Umgekehrte der Fall. Auch die 2. Maxille hat, wie die 1., deutlichen Blattbeintypus, der außer bei manchen Ostracoden und Copepoden besonders bei den Thoracostraca (Fig. 127) gut ausgeprägt ist; an dem relativ großen Protopodit springen 3—4 lappige Endite vor, und auch die Aeste, soweit sie vorhanden sind, pflegen lamellös zu sein; als Spaltbein könnte man höchstens die 2. Maxille der Leptostraken, Schizopoden und mancher Ostracoden bezeichnen.

Das Protopodit ist bei manchen Thoracostraken deutlich 2-gliedrig (Fig. 128), und in solchen Fällen sieht man, daß von den 4 Enditen 2 zum Coxale, 2 zum Basale gehören; die beiden Endite eines Gliedes sind zuweilen unvollständig voneinander geschieden oder auf eines reduziert. Ein bewegliches Exopodit haben die Leptostraca, Schizopoda, Decapoda (Fig. 126, 127, 134), während es bei den Dichelopoda

(Fig. 128), mehr noch bei den Stomatopoda, Sympoda, Anomostraca (Fig. 129, 130, 133) zu einer manchmal schwach vorspringenden Lamelle verkümmert. Ein gegliedertes Endopodit haben Leptostraca, Schizopoda, Dichelopoda, Stomatopoda; bei den Decapoda, Sympoda, Anomostraca wird es zu einem kleinen, meist beweglichen Anhang, der den Enditen ähnlich ist. Klein ist die Gliedmaße bei den Arthrostraca (Fig. 131, 132); indessen ist sie bei manchen Isopoden 4-gliedrig (Coxale, Basale, 2 Endopoditglieder); die beiden Glieder der Amphipoden lassen sich wohl als Protopodit und Endopodit auffassen. Die Maxille der Entomostraken ist zuweilen (Copepoda Fig. 119, Ostracoda) mit mehr als 4 Enditen ausgestattet; wenn die 4 proximalen Endite den 4 Enditen der Thoracostraken entsprechen, so gehören die

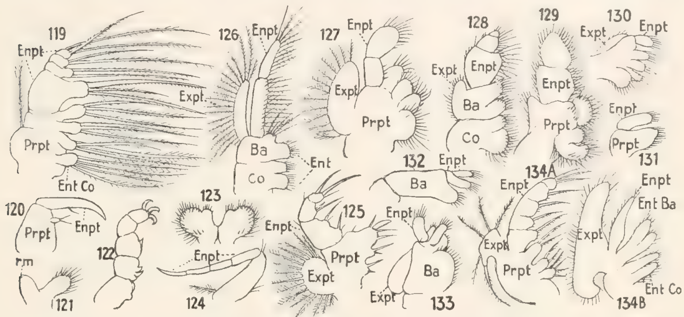


Fig. 119—134 B. **Hintere Maxillen.** Fig. 119. **Cop. gymnoplea.** Fig. 120. **Cop. podoplea.** Fig. 121. **Phyll. notostraca.** Fig. 122. **Branchiura.** Fig. 123. **Cirr. thoracica.** Fig. 124. **Cytheridae.** Fig. 125. **Halocyprididae.** Fig. 126. **Leptostraca.** Fig. 127. **Schizopoda.** Fig. 128. **Dichelopoda.** Fig. 129. **Stomatopoda.** Fig. 130. **Anomostraca.** Fig. 131. **Amphipoda.** Fig. 132. **Isopoda.** Fig. 133. **Sympoda.** Fig. 134 A, B **Peneidae,** Larve und Adult. *Ba* Basale, *Co* Coxale, *Enpt* Endopodit, *Expt* Exopodit, *Prpt* Protopodit, *rm* Mündung der Maxillenniere.

distal auf das 4. Endit folgenden Glieder der Entomostrakenmaxille zum Endopodit. Bei vielen Copepoden ist die Maxille auf ein ungegliedertes Protopodit und ein hakenförmiges Endopodit reduziert (Fig. 120). Bei Phyllopoden und Cirripedien ist von ihr nur ein Enditplättchen übrig (Fig. 121, 123), und den adulten Cladoceren fehlt sie gewöhnlich ganz.

Auch die 2. Maxille hat eine direkte Ontogenese; zu erwähnen wäre nur, daß das Endopodit bei adulten Peneidae kürzer und schwächer gegliedert ist als bei den Larven (Fig. 134, 135).

Abgesehen von den Funktionen als Kriechbein bei manchen Ostracoden (Fig. 124) und als Klammerorgan bei Branchiuren (Fig. 122) und manchen Copepoden (Fig. 120) hat die 2. Maxille noch die Nebenfunktion, mit ihrem Exopodit bei Schizopoden, Decapoden und manchen Ostracoden als Atemplatte zu dienen (Fig. 125, 121, 135),

Phyllopoda (Lit. S. 22). Der sehr reduzierte Bau der Cephalopodien steht in Gegensatz zu dem primitiven Bau der Rumpfbeine. Die Antennen (Fig. 62—64) sind entweder Spaltbeine mit geringeltem Protopodit und mehrgliedrigem Exo- und Endopodit (Conchostraca), oder

ungegliedert und klein (Anostraca ♀; bis zum völligen Schwunde bei den Notostraca), oder ein Greifapparat (Anostraca ♂). Bei den Larven aller Phyllopoden ist die Antenne ein Ruderspaltbein mit Kauborsten (Enditen) am Protopodit. — Die Mandibel (Fig. 87, 88) besteht bei den Adulten nur aus der Coxallade; bei den jüngsten Larven hat die Gliedmaße die Lade noch nicht, sondern ist ein gegliedertes Ruderbein, aber nicht deutlich in zwei Aeste gespalten. — Die beiden Maxillen bestehen gewöhnlich nur aus je einer einfachen Lade; bei den Notostraca hat die vordere Maxille eine zweite (proximale) Lade (Fig. 98) und die hintere Maxille (Fig. 121) einen lateralen Zapfen, in dem die Maxillenniere mündet. Die Maxillen machen während der Ontogenese nicht primitivere Formen durch; sie erscheinen etwas verspätet: zugleich mit oder etwas nach den vorderen Thoracopodien.

Cladocera (Lit. S. 22). Antennen zweiästig (die einästige Antenne von Holopedium wird am Embryo zweiästig angelegt; bei Latona täuscht ein Exopoditfortsatz einen dritten Ast vor), Protopodit 1-, Aeste 2—4-gliedrig; Ruderorgan. Mandibel und 1. Maxille bestehen nur aus der Kaulade (Fig. 103); die 2. Maxille ist bei Jugendstadien nachweisbar, persistiert aber im adulten Stadium nur selten (Sida, Moina); bei Leptodora fehlt auch die 1. Maxille. Die Antennen der Metanauplien von Leptodora haben keine Endite am Protopodit; ihre Mandibeln haben einen stabförmigen Palpus, der später verschwindet.

Ostracoda (Lit. S. 22). Antenne: Protopodit 1-, selten 2-, Endopodit 2—4-gliedrig; Exopodit höchstens 9-gliedrig, oft (bei den meisten Podocopa) ganz rudimentär; die mannigfaltigen Funktionen der Antennen sind Schwimmen, Kriechen, Klettern, Graben; Endopodit bisweilen Sinnesorgan. Mundgliedmaßen meistens reich ausgebildet; die Exopodite der Mandibeln und beider Maxillen (manchmal auch des 1. Thoracopods) funktionieren öfters als Ventilatoren des Schalenraums. Mandibel (Fig. 89): Coxallade meist gezähnelt, selten rudimentär oder stilettförmig; das Basale, bei den Halocyprididae ebenfalls mit einem Kauendit versehen, setzt sich in das 1—3-gliedrige Endopodit fort; Exopodit ungegliedert, nicht selten fehlend; Palpus bisweilen Greif- oder Lokomotionsorgan, oder (Cytheridae) sehr vereinfacht. 1. Maxille (Fig. 105, 106): das meist ungegliederte Protopodit trägt flache bis fingerförmige (oft 3) Endite; Endopodit 1—3-gliedrig; Exopodit oft eine ungegliederte Atemplatte, nicht selten fehlend. 2. Maxille (Fig. 124, 125): Protopodit mit einem fingerförmigen oder mit mehreren flachen Enditen, oft mit Atemplatte (Exopodit), setzt sich in ein 1—4-gliedriges Endopodit fort, dessen proximale Glieder auch flache Endite haben können, und das bei anderen Arten gestreckte Beinform aufweist. Die 2. Maxille funktioniert entweder mehr im Dienst der Nahrungsaufnahme oder der Lokomotion, und wird daher auch als Maxilliped oder 1. Bein bezeichnet; den ♀ von Cytherella und Verwandten fehlt sie ganz. Die ♂ haben am Endopodit der Antenne und Mandibel und an der 2. Maxille manchmal Einrichtungen zum Packen und Festhalten der ♀. Antenne und Mundgliedmaßen haben schon bei den jüngsten Larven einen ähnlichen (wenn auch einfacheren) Bau wie bei den Adulten; die Mandibel des Nauplius der Cyprididae hat noch keine Kaulade und funktioniert als Kriechorgan.

Cirripedia (Lit. S. 22). Vom Cypris-Stadium an fehlen den Thoracica die Antennen (ein Rest davon soll der tasterartige Anhang des Epistoms sein) und ist die Mandibel (Fig. 86) nur durch die

Coxallade vertreten; beide Gliedmaßen sind beim Nauplius Spaltbeine (Fig. 61, 85), deren Protopodite (zuweilen auch das Mandibelendopodit) Endithaken tragen; die vorderen (Fig. 104) und die zu einer Art Hinterlippe zusammengewachsenen hinteren Maxillen (Fig. 123) bestehen nur aus jederseits einer Lade, ohne eine reicher gegliederte Gestalt ontogenetisch durchzumachen. Bei den Zwergmännchen der Lepadidae sind alle diese Gliedmaßen in verschiedenem Grade degeneriert, und denen der Abdominalia fehlen alle postoralen Gliedmaßen. Die Ascothoracica haben nicht immer alle 3 Mundgliedmaßen; ihr Epistom bildet einen kegelförmigen Sipho. Die Nauplius- und Cypris-Stadien der Rhizocephala haben Gliedmaßen ähnlich denen der Thoracica, nur fehlen den Antennen und Mandibeln die Endithaken am Protopodit.

Branchiura (Lit. S. 25). Antenne (Fig. 65, 66) einästig, 5-gliedrig, Tastorgan, bei der Larve ein Spaltbein mit Klammer- und Ruderfunktion. Das Epistom bildet eine kurze Saugröhre, in die die sichelförmigen, gezähnelten Laden der Mandibeln (bei Larven mit einästigem Palpus, Fig. 92) und das Metastom (Zunge) hineinragen. Beide Maxillen ohne Exopodit (auch bei der Larve); 1. Maxille (Fig. 101, 102) bei Larven immer Klammerorgan, bei Adulten öfters mit Saugnapf; 2. Maxille (Fig. 122) ein 5-gliedriges Klammerorgan.

Copepoda (Lit. S. 25). Auch die postoralen Gliedmaßen sind bei den Gymnoplea am reichsten gegliedert und am ursprünglichsten gebaut (Fig. 135). Die Antenne (Fig. 67) ist ein Ruderspaltbein (Proto- und Endopodit 2-, Exopodit mehrgliedrig), beim Nauplius aber noch mit coxalen, in den Mund reichenden Endithaken versehen und neben dem Munde sitzend, später nach vorne rückend. Die Mandibel (Fig. 90) ist ein Spaltbein mit gezähnelter Coxallade, zugleich Kau- und Ruderorgan; Basale groß, Endopodit 2-, Exopodit mehrgliedrig; Mandibel des Nauplius ähnlich bis auf die mangelnde Kaulade und die Lage hinter dem Munde. Die 1. Maxille (Fig. 99) ist ein Spaltbein, dessen Annäherung an den Blattbeintypus beim Nauplius noch größer ist als später; Protopodit 2—3-gliedrig, meist mit 3 Enditen und 2 Exiten; Endopodit 2—3-, Exopodit 1-gliedrig; Kau- und Ruderorgan. 2. Maxille (Fig. 119): Protopodit undeutlich 2-gliedrig, meist mit 4 Enditen; Endopodit meist 4-gliedrig, mit Endit am 1., zuweilen auch am 2. Gliede; Exopodit fehlt; Greiforgan. Die 2. Maxille hat auch während der Ontogenese kein Exopodit; am Nauplius gleicht sie den Anlagen der Phyllopoden-Blattbeine. Mandibel und beide Maxillen beim ♂ öfters rückgebildet. — Bei den schwimmenden Podoplea ist der Bau dieser Gliedmaßen vereinfacht: Die Antenne (Fig. 68, 69) kann das Exopodit verlieren und zu einem Klammerorgan werden, das Basale der Mandibel mit den Aesten kann zu einem Palpus verkümmern und

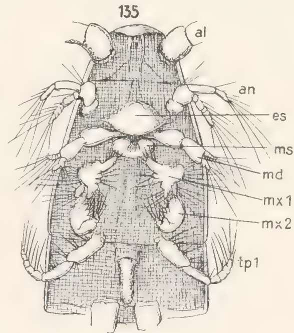


Fig. 135. **Calanus** ♀, Cephalothorax ventral (nach SARS). *al* Antennula, *an* Antenne, *es* Epistom, *md* Mandibel, *ms* Metastom, *mx 1, 2* vordere, hintere Maxille, *tp 1* 1. Thoracopod (Maxilliped).

ganz ausfallen; auch die 1. Maxille (Fig. 100) kann Aeste und Exite verlieren, und die 2. Maxille (wie auch der Maxilliped) sich unter Reduktion der Gliedzahl und Endite in ein hakenbewehrtes Klammerorgan umgestalten (Fig. 120). Doch hat der Nauplius auch von Arten mit sehr einfachen Gliedmaßen spaltästige Antennen und Mandibeln, und dieser Bau kann sogar in die Copepodidperiode hinein dauern (Cyclops). Von den Um- und Rückbildungen der Kopfgliedmaßen bei den parasitischen Podoplea seien hier nur erwähnt: die häufige Umformung des Epi- und Metastoms zu einem Sipho, in dem die stilettförmigen Mandibelladen liegen (Fig. 91), die Umbildung der hinteren Maxillen zu großen Haftarmen und ihre Verlagerung hinter die Maxillipeden bei den Lernaeopodidae, der Ausfall sämtlicher Gliedmaßen von den Antennen bis zu den Maxillipeden bei den Monstrillidae etc. Indessen machen auch die ganz umgeformten Parasiten mit wenigen Ausnahmen Nauplius- oder wenigstens Metanaupliusstadien durch, von denen die meisten gespaltene Antennen und Mandibelbein haben.

Leptostraca (Lit. S. 26). Antenne (Fig. 70) mit 3—4-gliedrigem Schaft und einer vielgliedrigen Geißel, die beim ♂ länger als beim ♀ und mit mehr Gliedern und mit Aesthetasken ausgestattet ist. Mandibelladen mit asymmetrischen Kauflächen; Palpus lang, 3-gliedrig. 1. Maxille (Fig. 107) mit 2 beborsteten Enditen und einem langen, dorsad gewendeten, undeutlich mehrgliedrigen Palpus (Endopodit), der als Putzorgan für die Innenfläche der Schale dient. Diese 3 Gliedmaßen haben kein ontogenetisches Spaltbeinstadium. Die 2. Maxille (Fig. 126), den Thoracopodien ähnlich, besteht aus einem unvollkommen 2-gliedrigen Protopodit mit 3—4 beborsteten Enditen, einem 1—2-gliedrigen Endopodit und einem ungegliederten Exopodit. Die Mundteile sind bei Nebaliopsis mangelhaft ausgebildet.

Anisopoda (Lit. S. 26). Antenne (Fig. 76): Protopodit 2-gliedrig; Endopodit 4- bis vielgliedrig, geißelförmig; Exopodit ungegliedert, klein, meist fehlend. Mandibel: Lade meistens tief gespalten in einen gezähnelten (zuweilen auch beborsteten) und einen dickeren molaren Teil, asymmetrisch; Palpus 3-gliedrig (Apseudidae) oder fehlend (Tanaidae). 1. Maxille (Fig. 115) klein, ungegliedert, mit 1 oder 2 langgestreckten Enditen und einem 1—2-gliedrigen Palpus (Endopodit), der die Atemkammer reinigt. 2. Maxille bei den Apseudidae 3-gliedrig, mit 3 Enditen und kleinem Endopodit am 2. Gliede, bei den Tanaidae rudimentär, ein kleiner Lappen. Die Gliedmaßen sind bei den ausschlüpfenden Jungen im wesentlichen gebaut wie bei den Adulten.

Isopoda (Lit. S. 26). Die Gliedmaßen des Kopfes sind einfach gebaut und haben diesen Bau im wesentlichen schon bei den ausschlüpfenden Jungen. Die Antenne (Fig. 73), länger als die Antennula, besteht wie diese aus nur einer Reihe von Gliedern (ein kleiner beweglicher lateraler Anhang am 3. Gliede mancher Asellota wird als Rudiment eines Exopodites aufgefaßt). Meist folgt auf 5 dickere Schaftglieder eine dünnere (selten rudimentäre) Geißel; viele Asellota (auch Cirolanidae) haben 1 Schaftglied mehr, die Gnathiidae 1 weniger; zuweilen ist der Gegensatz zwischen Schaft und Geißel verwischt. Bei den Arcturidae und vielen Asellota (besonders Munnopsidae) sind die beiden letzten Schaftglieder sehr verlängert, und die Antenne der Arcturidae ist durch die Fingerform der kurzen Geißel zugleich einem Kriechbein ähnlich. Die Mandibel besteht entweder nur aus der Coxallade (Gnathiidae, Valvifera, Oniscoidea etc.), oder trägt einen 3-gliedrigen

Palpus. Lade asymmetrisch, Einschnitt zwischen ihren beiden Teilen tief oder flach, nicht selten ohne Molarteil. An der Homologie der großen Mandibelladen der Gnathiiden-Männchen wird gezweifelt, weil sie sich außerhalb der stilettförmigen Mandibeln der Larven entwickeln. Die 1. Maxille (Fig. 113) besteht fast überall aus einem kurzen Grundglied mit 2 Enditen, von denen das distale bedornt und größer ist als das proximale, das gewöhnlich nur mit Börstchen versehen ist; die Aegidae haben nur 1 Endit; die Maxille der Anthuridae und jungen Gnathiidae (den alten fehlt sie) ist eine Stechgräte. Die 2. Maxille (Fig. 132) hat bei den Valvifera, Asellota und vielen Flabellifera ein 2-gliedriges Protopodit, an dessen Ende ein aus 2 enditenförmigen Gliedern bestehendes, kurzes Endopodit artikuliert; die Maxille der Aegidae und Oniscoidea ist ungegliedert und in 2 terminale Lappen gespalten, von denen der eine, bei den Aegidae bewegliche, dem Endopodit entspricht. Die Maxille der jungen Gnathiidae ist grätenförmig, den adulten und (?) den Anthuridae fehlt sie.

Amphipoda (Lit. S. 27). Schaft der Antenne (Fig. 74, 75) 5-gliedrig; Glied 1 und 2 bei Orchestiidae mit dem Cephalon verschmolzen, bei Caprellidae Glied 2 von 1 unvollkommen getrennt. Gliedzahl der Geißel variiert zwischen sehr vielen (Podoceridae, Corophium etc.) und sehr wenigen (Laemodipoda); bei Chelura ist sie eine ungegliederte Platte; bei den Hyperioidea verschmelzen die proximalen Antennenglieder mit dem Kopf, und die übrigen Glieder verkümmern bei den ♀ zuweilen ebenfalls, während die Antenne der ♂ aus vielen oder wenigstens langen Gliedern besteht. Exopodit fehlt stets. Schaft und Geißel können mit Calceoli („Schmuckanhängen“) besetzt sein. Die (asymmetrische) Lade der Mandibel hat gewöhnlich gut ausgebildete Pars incisiva und molaris (mit Lacinia mobilis) ist aber bei Phoxocephalidae, Stegocephalidae, Lysianassidae etc. schwächer entwickelt; Palpus meist 3-, bei einigen Corophiidae und Parvipalpus 1—2-gliedrig, nicht selten fehlend (Orchestiidae, Stenothoidae etc., Scinidae, Ingolfiella, manche Laemodipoda). 1. Maxille (Fig. 116): Protopodit 2—(3?)-gliedrig, jedes Glied mit 1 Endit; proximales Endit beborstet, schwächer als das bedornte distale, kann verkümmern oder fehlen (Corophium, Hyperiidae, Phronimidae, Laemodipoda). Palpus (Endopodit) am 2. Gliede, meist 2-gliedrig; ungegliedert oder fehlend bei Phoxocephalidae, Lafystiidae etc., Cyamidae. Die Maxille ist bei vielen Hyperioidea sehr zurückgebildet. 2. Maxille (Fig. 131): Protopodit kaum gegliedert, mit Endit, trägt (bei Stegocephalidae auf einem Fortsatz) ein kleines Endopodit, das bei Pereionotus mit dem Endit verschmilzt. Die Maxille ist bei Stenothoidae, vielen Hyperioidea und Cyamidae stark verkümmert. — Ausschlüpfende Junge haben die vier Gliedmaßen in nahezu definitiver Form.

Anomostraca (Lit. S. 27). Antenne (Fig. 78): Protopodit 2-gliedrig, Endopodit vielgliedrig, geißelförmig, Exopodit 1-gliedrig, schuppenförmig, selten fehlend. Mandibel (Fig. 94) mit bezahnter, asymmetrischer Lade (mit oder ohne Molarfortsatz, ohne Lacinia mobilis); Palpus meist 3-gliedrig, besteht bei (adulten) Paranaspides aus einem Basale mit 3-gliedrigem Endopodit und 1-gliedrigem Exopodit. 1. Maxille (Fig. 111) mit 2 Laden, die proximale mit Borsten, die distale mit Dornen: Palpus ein beborsteter oder nackter Höcker. 2. Maxille (Fig. 130) mit 4 beborsteten Enditen, 1-gliedrigem Palpus und Epipoditsaum.

Sympoda (Lit. S. 27). Antenne (Fig. 71, 72) des ♂ sehr lang, aus 5 dicken Schaftgliedern und einer langen vielgliedrigen Geißel bestehend, des ♀ klein, höchstens 5-gliedrig. Die Mandibel (Fig. 93) besteht nur aus der Coxallade; Kauende tief gespalten in die gezähnelte und beborstete Pars incisiva und den meist kräftigen, selten dünnen Molarfortsatz. 1. Maxille (Fig. 114) ungegliedert, mit 2 Enditen, von denen der distale stärker und bedornt ist; der ungegliederte, meist lange (selten fehlende) Palpus (Endopodit) ragt in die Kiemenkammer hinein. 2. Maxille (Fig. 133) undeutlich 2-gliedrig; Coxale kurz, Basale mit kurzen Enditen, kleinem 1-gliedrigen Endopodit und lateralem borstenlosen Randsaum (wohl ein rudimentäres Exopodit); selten ist die Maxille auf eine Platte mit wenigen Borsten reduziert.

Schizopoda (Lit. S. 28). Antenne (Fig. 78): Protopodit 2-gliedrig; Endopodit mit 3-gliedrigem Schaft und vielgliedriger Geißel (bei Petalophthalmus 2 Schaftglieder, keine Geißel); Exopodit gewöhnlich eine ungegliederte Squama, deren Endstück abgegliedert sein kann, selten verkümmert oder fehlend. Mandibel: Lade gezähnelt, mit Molarfortsatz, asymmetrisch; Palpus 3-gliedrig. 1. Maxille (Fig. 117): Protopodit kaum gegliedert, mit meistens nur 2 Enditen (proximales mit Borsten, distales mit Dornen); Exopodit fehlt; Epipodit ein Randsaum oder fehlend; Endopodit (2-gliedriger Palpus) nur bei Gnathophausia vorhanden. Protopodit der blattbeinartigen 2. Maxille (Fig. 127) unvollkommen gegliedert, mit 3—4 Enditen, die zu zweien verwachsen sein können, und mit beweglichem, oft breitem, borstenumrandetem Exopodit (Atemplatte); Palpus (Endopodit) 2-gliedrig.

Dichelopoda (Lit. S. 28). Antenne (Fig. 82, 83, 78): Protopodit 1—2-gliedrig, Endopodit vielgliedrig, mit 3-gliedrigem Schaft und Geißel; Exopodit eine ungegliederte Squama. Die Umwandlung des (vorher gegliederten) Exopodites in die Squama und des Endopodites in die Geißel vollzieht sich nach Ablauf der Furcilia-Periode. Mandibel: Lade gezähnelt mit Molarfortsatz, asymmetrisch; Palpus meistens 3-gliedrig, selten (Stylocheiron) fehlend. Das Mandibelspaltbein des Nauplius wird vom Metanauplius abgeworfen, so daß nur die Coxallade übrig bleibt; der Palpus sproßt erst nach Beendigung der Furcilia-Periode hervor. 1. Maxille (Fig. 108—110) blattbeinförmig; Protopodit unvollkommen 2-gliedrig, jedes Glied mit 1 Endit (proximales mit Borsten, distales mit Stacheln); Palpus (Endopodit) meistens 1-, selten (Bentheuphausia) 3-gliedrig (der 1-gliedrige Palpus ist in der Calyptopis-Periode vorübergehend 2-gliedrig); Coxale mit plattem, am distalen Rande beborstetem Epipodit (das erst nach Ablauf der Larvenperiode erscheint und bei Stylocheiron fehlt); Exopodit bei der Calyptopis-Larve ein beborsteter Höcker, verschwindet nach Auftreten des Epipodites. 2. Maxille (Fig. 128) blattförmig; Protopodit unvollkommen 2-gliedrig, mit 2 Enditen, die meistens durch eine Kerbe in je 2 gespalten sind; Endopodit meistens 1-, selten (Bentheuphausia) 3-gliedrig; Basale mit lateralem, beborstetem Randsaum, dessen Auffassung als Exopodit sich nur vergleichend, nicht aber ontogenetisch begründen läßt, da die Maxille sich direkt entwickelt.

Decapoda (Lit. S. 28). Antenne (Fig. 77—79, 84, 203): die beiden Glieder des Protopodites bilden mit den 3 proximalen Gliedern des Endopodites einen Schaft, dessen Gliedzahl bei Loricata und Brachyura auf 4 reduziert ist; die übrigen Glieder des Endopodites bilden eine Geißel; Exopodit (Squama) bei den meisten Macrura, besonders den Natantia, flossenförmig, bei den Paguridae und manchen anderen Anomura

stachelförmig, fehlt den Loricata und Brachyura. Die Antennen, die in den jüngsten Larvenstadien der Peneidae und Sergestidae Spaltbeine mit gegliederten Protopoditen und Aesten sind, erhalten (nach transitorischer Einbuße der Gliederung) durch Umwandlung des Exopodites in die Squama und des Endopodites in die Geißel eine modifizierte Spaltbeinform; diese besitzen die als Zoea ausschlüpfenden Decapoden im 1. freien Stadium, wobei das Endopodit freilich zunächst nur die Form einer kleinen Zacke am Basale haben kann. Die Brachyurenzoea hat zwar ein (kleines) Exopodit, aber zunächst kein Endopodit; jenes bildet sich zurück, während dieses hervorsproßt und sich gliedert. — Die Lade der Mandibel geht gewöhnlich nur in 1 Fortsatz aus; bei einigen Natantia (Alpheidae etc.) ist sie in den Proc. incisivus und molaris gegabelt. Palpus meist 3- (Fig. 204), bei Peneidae und anderen Natantia 2-gliedrig (Fig. 97); bei manchen Natantia (Lucifer, Pasiphaea, Atya, Pontonia etc.) fehlt er. Die Metanauplien der Peneidae (Fig. 95) und Sergestidae werfen beim Eintritt in die Protozoea-Periode das 2. Protopoditglied mit den Aesten ab (Fig. 96); der Palpus erscheint bei ihnen, wie bei den übrigen Decapoda, erst in der Mysis- oder Metazoea-Periode; daher besteht die Mandibel der ausschlüpfenden Jungen der meisten Decapoden bloß aus der Coxallade; nur bei den Astacidae hat sie schon den Palpus. — Die kleine 1. Maxille (Fig. 118, 205) hat 2 Endite (das distale ist das größere), die bei einigen Natantia gekrümmt sind. Endopodit (Palpus) entweder stummelförmig (Lucifer, Sergestes), oder 1-gliedrig (Palaemon, Porcellana, Hippa), oder 2-gliedrig (Astacidae, Brachyura). — Die 2. Maxille (Fig. 134, 206) hat 2, gewöhnlich in je 2 gespaltene Endite; von diesen 4 Enditen können einige, besonders die proximalen, verkümmern und nur durch einen beborsteten Vorsprung vertreten sein. Palpus (Endopodit) 1-gliedrig, fehlt bei Lucifer. Exopodit (Scaphognathit) ist eine Platte mit Randwimpern. Der Bau beider Maxillen der ausschlüpfenden Larven ist dem definitiven meistens ähnlich; bei den jüngsten Larven der Peneidae und Sergestidae hat die 1. Maxille indessen noch ein kleines Exopodit und ein reicher gegliedertes Endopodit, und das kleine Exopodit der 2. Maxille wächst bei ihnen und bei den Eucyphidea erst nach dem Ausschlüpfen zu einer Atemplatte aus (Fig. 134).

Stomatopoda (Lit. S. 29). Antenne (Fig. 80, 81) mit 2-gliedrigem Protopodit, 2-gliedrigem Exopodit (das 1. Glied ist kurz, das 2. ist die Squama) und vielgliedrigem Endopodit, das aus 3 Schaftgliedern und der Geißel besteht. Aus den 3 Gliedern der jüngsten Larve gehen Protopodit und Exopodit hervor; das Endopodit wächst erst nachher aus dem Basale heraus, und teilt sich in 2 + 2 Glieder, von denen das terminale zur Geißel wird, indem es sich nach Art der Antennulengeißeln gliedert. Mandibellade winklig gebogen, die ventrade Pars incisiva mit 1 Reihe, die rostrade Pars molaris mit 2 Reihen von Zähnen; Palpus 3-gliedrig oder fehlend, erscheint erst nach Ablauf der Larvenperiode, während der die Mandibel nur aus der Coxallade besteht. 1. Maxille (Fig. 112): Protopodit nicht gegliedert, mit 2 Enditen (das proximale breit, das distale hakig) und ungegliedertem Palpus. 2. Maxille (Fig. 129) lamellös; Protopodit kaum gegliedert, mit 3 wulstigen Enditen; Basale mit schwach vorspringendem Lateralrand (rudimentärem Exopodit); Palpus (Endopodit) 2-gliedrig. Die Ontogenese der Maxillen ist nicht ganz direkt, zeigt aber den Spaltbeintypus nicht etwa deutlicher als im definitiven Zustande.

C. Rumpfgliedmaßen.

a) Thoracopodien (Fig. 136—179).

Die Thoracopodien (Kormopodien, Brustbeine), von denen die Leptostraken und Malacostraken 8 Paare (selten fehlen die hinteren, noch seltener die mittleren Paare), die Entomostraken eine wechselnde Zahl besitzen (s. oben S. 19), weisen alle Bautypen der Crustaceen-Gliedmaßen und alle Uebergänge zwischen dem Blattbein der Phyllopoden, dem Spaltbein der Copepoden und dem Stabbein der Decapoden auf, wobei sich ihre Form noch oft durch die reiche Ausbildung von Epipodialanhängen kompliziert.

Ursprünglich von einheitlichem Bau, haben sich die Thoracopodien meistens in zwei Gruppen differenziert, eine hintere, die die lokomotorischen Funktionen beibehielt (Fig. 145, 173, 174), und eine vordere, deren Beinpaare in verschiedenem Grade und in verschiedener Weise umgestaltet sind, um der Herbeischaffung der Nahrung,

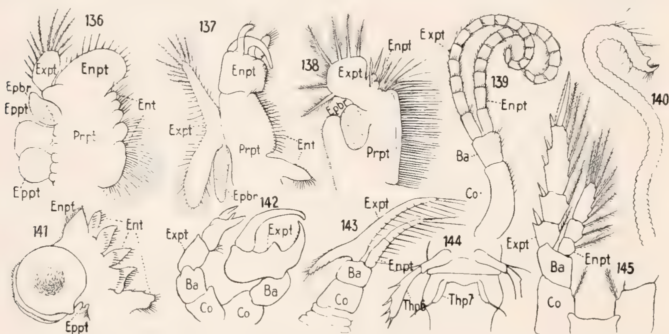


Fig. 136—145. **Thoracopodien** von Entomostraken. Fig. 136. **Phyll. anostraca,** ein vorderes Thoracopod. Fig. 137. **Phyll. conchostraca** ♂, 1. Thoracopod. Fig. 138. **Daphniidae,** mittleres Thoracopod. Fig. 139. **Cirr. thoracica.** Fig. 140. **Cypridinidae,** Putzbein. Fig. 141. **Phyll. notostraca** ♀, 11. Bein. Fig. 142. **Cop. gymnoplea** ♂, 6. Thoracopod. Fig. 143. **Branchiura,** 2. Thoracopod. Fig. 144. **Cop. podoplea,** 6. Thoracomer und Genitalsegment mit Gliedmaßen. Fig. 145. **Copepoda,** mittleres Thoracopod. *Ba* Basale, *Co* Coxale, *Enpt* Endopodit, *Ent* Endit, *Epbr* Kieme, *Eppt* Epipodit, *Expt* Exopodit, *Prpt* Protopodit, *Thp* Thoracopod.

dem Festhalten der Beute (bisweilen auch der Weibchen), als Waffe, als Putzorgan etc. zu dienen (Fig. 150, 151, 162, 168, 171, 172). Man unterscheidet die vordere Gruppe als Maxillipeden (Kieferbeine, Maxillarfüße, in manchen Ordnungen zum Teil auch Gnathopodien genannt) von den übrigen als Peräopodien bezeichneten Thoracopodien. Diese Scheidung ist indessen bei Phyllopoden, Leptostraken, Anomostraken, DicheIopoden (wo alle Thoracopodien Lokomotionsorgane sind) und Cirripedia thoracica (wo alle Thoracopodien Greiforgane sind) nur angedeutet, bei Cladoceren in sehr verschiedenem Maße ausgebildet, und nur bei Copepoden, deren Maxilliped (Fig. 150, 151) von den folgenden Beinen (Fig. 145) durchaus verschieden ist, und bei den übrigen Malacostraken schärfer ausgeprägt. Unter diesen

haben die Isopoden und Schizopoden 1 Paar Maxillipeden: bei den Anisopoden sind die vorderen 2, bei Amphipoden, Decapoden, den meisten Sympoden, manchen Schizopoden die vorderen 3, bei den Stomatopoden die vorderen 5 Paare abweichend, wenn auch keineswegs immer einheitlich, gebaut; bisweilen ist der Gegensatz zu den Peräopodien dadurch verwischt, daß auch die auf die Maxillipeden folgenden Paare, wie bei den Decapoden, durch den Besitz einer Schere zu Greiforganen werden, oder wie bei Isopoden und Amphipoden in Haltung und Funktion zwischen Maxillipeden und Peräopodien vermitteln.

Während das Exopodit bei Cirripedien, Branchiuren, auch bei manchen Cladoceren und an den Schwimmbeinen der Copepoden so groß wie das Endopodit oder größer ist, ist in den übrigen Ordnungen das Endopodit der größere der beiden Spaltäste und das Exopodit

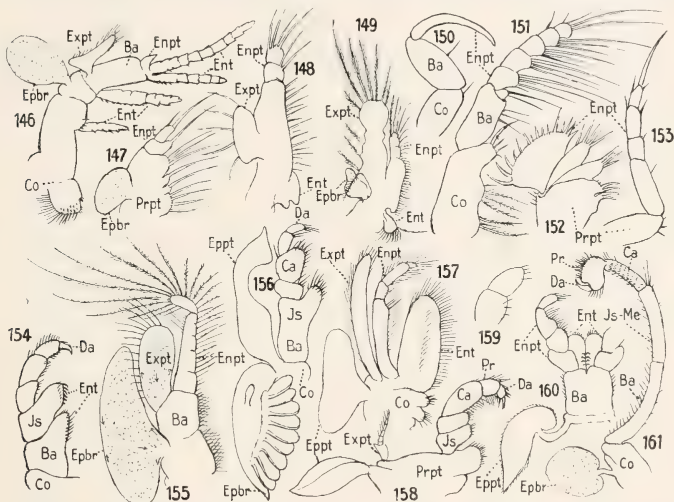


Fig. 146—161. **1. Thoracopod.** Fig. 146. **Phyll. notostraca.** Fig. 147. **Daphniidae.** Fig. 148. **Polyphemidae.** Fig. 149. **Clad. ctenopoda.** Fig. 150. **Cop. podoplea.** Fig. 151. **Cop. gymnoplea.** Fig. 152. **Cypridinidae.** Fig. 153. **Cyprididae.** Fig. 154. **Amphipoda.** Fig. 155. **Leptostraca.** Fig. 156. **Sympoda.** Fig. 157. **Peneidae.** Fig. 158. **Schizopoda.** Fig. 159. **Lucifer.** Fig. 160. **Anisopoda.** Fig. 161. **Stomatopoda.** *Ba* Basale, *Ca* Carpus, *Co* Coxale, *Da* Dactylus, *Enpt* Endopodit, *Ent* Endit, *Epbr* Kieme, *Eppt* Epipodit, *Expt* Exopodit, *Is* Ischium, *Me* Merus, *Pr* Propus, *Prpt* Protopodit.

unterliegt oft der Rückbildung und gänzlichem Schwunde. Auch an den Beinen, deren Exopodit eine vielgliedrige Geißel bildet (Anomostraca, Fig. 167; Sympoda, Fig. 166; Schizopoda, Fig. 173; Decapoda, Fig. 162, 163), ist das Endopodit meistens der längere Ast und gewinnt noch dadurch an Größe, daß die Protopoditglieder zu seinen proximalen Gliedern werden. Eine bemerkenswerte Ausnahme hiervon machen die Gehbeine (Thoracopod 6—8) der Stomatopoden, deren Spaltäste die umgekehrte relative Größe haben.

Das Endopodit der Malacostraken hat in einer sehr großen Zahl von Fällen (Fig. 162, 163, 167, 168, 175) 5 Glieder (unter den Entomostraken hat das Endopodit des Maxillipeden der Copepoden dieselbe Zahl, Fig. 151), die nach Reduktion des Exopodites mit dem 2-gliedrigen Protopodit das 7-gliedrige Stabbein bilden. Wir bezeichnen diese 7 Glieder als Coxale, Basale, Ischium, Merus, Carpus, Propus, Dactylus. Wo eine geringere Gliedzahl vorkommt, läßt sie sich ge-

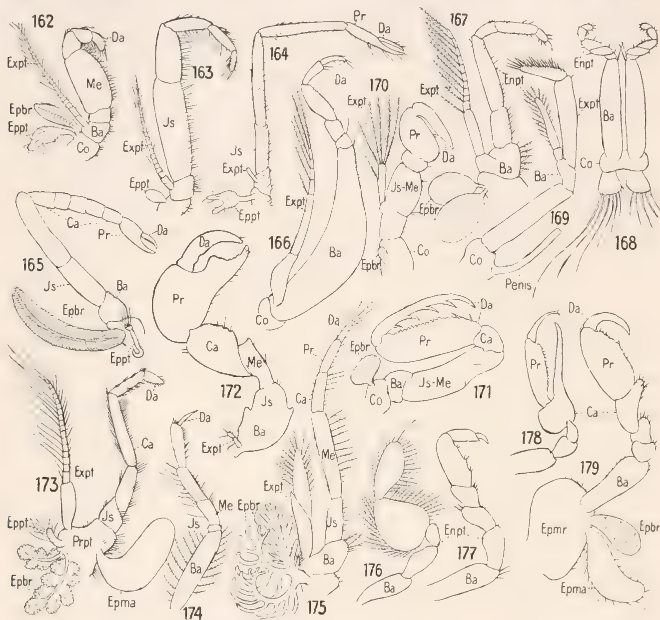


Fig. 162—179. **Thoracopodien** von Malacostraken. Fig. 162. **Peneidae,** Thoracopod 2. Fig. 163. **Peneidae,** Thoracopod 3. Fig. 164. **Peneidae,** ein vorderes Peräopod. Fig. 165. **Eucyphidea,** Thoracopod 5. Fig. 166. **Sympoda,** mittleres Thoracopod. Fig. 167. **Anomostraca,** mittleres Thoracopod. Fig. 168. **Sympoda,** Thoracopod 2. Fig. 169. **Stomatopoda** ♂, Thoracopod 8. Fig. 170. **Stomatopoda** juv., Thoracopod 2. Fig. 171. **Stomatopoda** adult, Thoracopod 2. Fig. 172. **Anisopoda,** Thoracopod 2. Fig. 173. **Lophogastridae,** mittleres Thoracopod. Fig. 174. **Anisopoda,** mittleres Thoracopod. Fig. 175. **Dichelopoda,** mittleres Thoracopod. Fig. 176. **Munnopsidae,** mittleres Thoracopod. Fig. 177. **Idoteidae,** mittleres Thoracopod. Fig. 178. **Leucothoidae,** Thoracopod 2. Fig. 179. **Gammaroidea,** Thoracopod 3. *Ba* Basale, *Ca* Carpus, *Co* Coxale, *Da* Dactylus, *Epbr* Kieme, *Epma* Brutplatte, *Epmr* Epimer, *Eppt* Epipodit, *Expt* Exopodit, *Is* Ischium, *Me* Merus, *Pr* Propus.

wöhnlich durch Verschmelzung oder Obsoletwerden von Gliedern aus der 7 ableiten; dagegen scheint die Homologie des 6-gliedrigen Endopodites mancher Isopoden und Anomostraken noch nicht festzustehen. Sekundäre Ringelung des Carpus (Fig. 165) oder anderer Glieder kann die Zahl der Endopoditglieder bei manchen Schizopoden und Decapoden stark vermehren. Die Endglieder des Endopodites bilden nicht selten

eine Chela oder Schere, wobei gewöhnlich der Propus das Handglied mit dem unbeweglichen Hakenfortsatz und der Dactylus den beweglichen Finger hergibt (Fig. 164, 172, 226); doch nimmt bei manchen Amphipoden auch der Carpus teil (Fig. 178). An einer typischen Chela sind Hakenfortsatz und Finger gleich gut ausgebildet; ist jener klein oder fehlt, so entstehen Subchelae oder Greifhände (Fig. 171, 179), deren Wirksamkeit durch Zacken und Einschlaggruben am Handglied erhöht werden kann.

Die Ontogenese der Thoracopodien ist im ganzen direkt. Indessen sind die rudimentären Beine mancher Cirripedien und Copepoden bei den Larven (wenigstens zum Teil) Spaltbeine, und auch die Stabbeine der Decapoda macrura und die Maxillipeden der Stomatopoden (Fig. 170, 171) können während der Ontogenese transitorische Exopodite haben. Ferner ist die embryonale Anlage der Thoracopodien der Isopoden zweilappig.

Oben wurden bereits einige Funktionen der Thoracopodien erwähnt. Es ist ferner die respiratorische zu nennen, die bei Phyllopoden, manchen Cladoceren und Leptostraken wohl vom größten Teil der Beine ausgeübt wird, bei den Malacostraken aber in den Kiemenanhängen lokalisiert ist (s. unten Kapitel I, 3), und die von den Exopoditen dadurch unterstützt wird, daß sie Wasserströme erregen und an den Kiemen vorbeiführen. Endlich leisten die Thoracopodien noch besonders Dienste bei der Fortpflanzung: den Weibchen der Phyllopoda conchostraca dienen die Exopodite zum Ankleben der Eier in dem dorsalen Brutraum (Fig. 2), und aus den muldenförmigen Epipoditlamellen wird bei Anisopoden, Isopoden, Amphipoden, Sympoden, Schizopoden ein ventraler Brutraum hergestellt (Fig. 15, 20, 23); die Männchen vieler Copepoden halten mit dem 6. Thoracopod (Fig. 142) das Weibchen während der Kopulation fest, das 8. Bein der Malacostraken trägt bisweilen den Penis (Fig. 169) etc.

Phyllopoda (Lit. S. 22). Die 10 bis mehr als 60 Paare der S. 31 beschriebenen Rumpfbeine (Fig. 136) haben, außer der lokomotorischen und respiratorischen, bei den Notostraca an der medialen Hälfte auch prehensorische Funktion (Fig. 146). Ihre Ontogenese ist direkt. Abgesehen von den hinteren Beinen der Conchostraca und Notostraca, die immer kleiner werden und den Bau der vorderen Paare schließlich nur noch andeuten, zeigen einige Beine Besonderheiten, wovon hervorgehoben sei: bei den Notostraca hat das 1. Bein (Fig. 146) zum Teil geißelförmige, geringelte Endite und ein rudimentäres Endopodit, und am 11. Bein der ♀ bildet das Basale mit Hilfe des Exopodites eine Eikapsel (Fig. 141); bei den ♀ der Conchostraca sind die Exopodite von 3 oder mehreren der mittleren Beine (meist des 9., 10., 11.) dorsad in einen Faden ausgezogen, an dem die Eier im Brutraum kleben (Fig. 2); bei den ♂ der Conchostraca sind am 1. Bein die distalen Endite und das Endopodit in ein Greiforgan zur Kopulation umgewandelt (Fig. 137).

Cladocera (Lit. S. 22). Die ursprüngliche Zahl der Thoracopodien ist 6, von denen die hinteren beiden Paare aber bisweilen fehlen: sie sind sehr verschieden gebaut, die hinteren sind einfacher und kleiner als die vorderen. Am meisten phyllopodenähnlich sind die 6 Thoracopodien der Ctenopoda (Fig. 149; Endite verkümmert, nur der Coxallappen entwickelt; distaler Protopoditteil oder Endopodit gegliedert, kürzer als das Exopodit; Epipodit eine flache Kieme) und die mittleren

Beinpaare der Daphniidae (Fig. 138; proximales Endit umfangreich: Endopodit verkümmert, Exopodit breit blattförmig; Epipodit ein Kiemensäckchen), während das 1. Beinpaar der Anomopoda (Fig. 147) durch Mangel des Exopodites und durch stärker vorspringende Endite maxillipedartig ist. Die 4 oder 6 Thoracopodienpaare der Polyphemidae (Fig. 148) und Leptodoridae haben das Epipodit und zum Teil auch das Exopodit verloren und sind hierdurch, durch Streckung der Glieder des Proto- und Endopodites und durch Entwickelung des Coxallappens (1. Endites) zu Hilfsorganen der Nahrungsaufnahme geworden. Das 1. Thoracopod der ♂ dient überall als Greiforgan bei der Kopulation. Die Ontogenese ist direkt (das im Embryo von Lynceus angelegte 6. Paar wird später zurückgebildet).

Ostracoda (Lit. S. 22). 1. Thoracopod: entweder flach, 4-gliedrig (Endopodit 3-gliedrig, Fig. 152), mit beborsteten Enditen und zuweilen auf eine ungegliederte Platte reduziert (bei Polycopidae ganz fehlend), oder gestreckt, bis 5-gliedrig (Fig. 153), mit oder ohne Atemplatte (Exopodit) am 1. Gliede; die Gliedmaße funktioniert als Putz- oder Lokomotions-, bei den ♂ selten auch als Greiforgan; bei Cytherella ist sie auf die Atemplatte reduziert. 2. Thoracopod: meist gestreckt, 4—5-gliedrig (Protopodit und Endopodit), Lokomotions-, öfters Putzorgan (bei Cypridinidae lang, wurmförmig, geringelt: Fig. 140, 257; bei Halocyprididae kurz, ungegliedert); bei Polycopidae fehlend. Die Thoracopodien entwickeln sich direkt. Durch Umbildung eines 3. (und 4.?) Paares ist vielleicht der Penis und das nur den ♂ eigene „bürstenförmige Organ“ entstanden.

Cirripedia (Lit. S. 22). Jedes der 6 Thoraxsegmente der Thoracica trägt (vom Cyprisstadium an) ein Paar Spaltbeine (Cirren-, Rankenbeine, Fig. 139) mit 2-gliedrigem Protopodit und vielgliedrigen (bei der Cypris 2-gliedrigen), geißelförmigen Endo- und Exopoditen; das vorderste Paar ist von den anderen meist etwas verschieden und dem Munde nahe gerückt; am Basale einiger Cirrenbeine sitzen bei manchen Pedunculata Fäden und Schläuche (Epipodite?). Die Beine werden aus dem Gehäuse hervorgestreckt, gekrümmt und mit den zwischen den eingerollten Spaltästen hangenden Nahrungskörpern wieder eingeholt. — Bei den Abdominalia ist das 1. Cirrenpaar um- und rückgebildet, das 2. und 3. fehlen, das 4., 5. und 6. sind einästig. — Auch die Thoracopodien der Ascothoracica, die zuweilen noch 6 zweiästige Paare besitzen, verkümmern in verschiedenem Grade und können ganz fehlen. — Die Cypris der Ascothoracica und der Rhizocephala hat 6 spaltästige Thoracopodienpaare, während der Cypris der Abdominalia das 1. Paar fehlen kann.

Branchiura (Lit. S. 25). Die 4 Paare Thoracopodien sind Schwimmbeine (Fig. 143) mit 2-(3-?)gliedrigem Protopodit und cirrenartigen Aesten, die 1—3-gliedrig sind und eine größere Gliedzahl vortäuschen; an den vorderen Beinpaaren hat das Exopodit am Grunde seiner Lateralseite einen proximalen Fortsatz („Flagellum“); am Protopodit der hinteren Beinpaare finden sich beim ♂ Kopulationsvorrichtungen (Tasche im 3. Bein, Fortsatz am 4.).

Copepoda (Lit. S. 25). 1. Thoracopod (Fig. 150, 151) ein einästiger Maxilliped, der zum Ergreifen der Beute dient (beim ♂ manchmal zurückgebildet); Protopodit 2-gliedrig, mit 3—4 meist flachen Enditen; Endopodit 5-gliedrig bis klauenförmig; ein Exopodit tritt auch während der Ontogenese an der als 3-gliedriges Stäbchen entstehenden Gliedmaße nicht auf. Die Thoracopodien 2—5 sind bei den Gymnoplea typische

Ruderspaltbeine (Fig. 145); Protopodit 2-, Aeste meist (und höchstens) 3-gliedrig; die Beine jedes Paares sind am Grunde durch eine Zwischenplatte verkoppelt. Das 6. Thoracopod (am letzten Vorderleibringe) ist jenen entweder ähnlich, oder rudimentär, oder fehlend; beim ♂ Kopulationsorgan (Fig. 142). In der Ontogenese treten die Beine als zweizipflige Wülste auf; die Protopoditglieder und Aeste trennen sich zuerst, dann gliedern sich die Aeste; in der Ontogenese des umgeformten 6. Beines treten zuweilen transitorische Ruderbeinmerkmale auf. Während Thoracopod 2—5 bei den schwimmenden Podoplea als rudernde Spaltbeine in Funktion bleiben, ist das 6. (am 1. Segment des Hinterrumpfes, Fig. 144) immer rudimentär (es macht auch in der Ontogenese nicht primitivere Formen durch), und öfters ist auch noch am folgenden (Genital-)Segment ein deutliches Beinrudiment (*Thp* 7) vorhanden. Die Lebensweise der schwer beweglichen und mehr noch der festgehefteten Parasiten mußte besonders auf die Lokomotionsorgane rückbildend einwirken, so daß man am Rumpf dieser Arten nur noch spärliche Rudimente von Schwimmbeinen findet, deren Herkunft von Spaltbeinen aber, wenigstens für das 1. und 2. Paar, ontogenetisch stets nachweisbar ist.

Leptostraca (Lit. S. 26). Alle 8 Thoracopodien blattbeinartig, einander ähnlich (Fig. 155); das flache Protopodit, unvollkommen in Coxale und Basale gegliedert, setzt sich in das gestreckte, etwas deutlicher gegliederte (bis 5 Glieder) Endopodit fort; Epipodit (kann klein sein oder fehlen) und Exopodit flach, beide mit respiratorischer Funktion; Protopodit und Endopodit medial und distal beborstet. Bei Nebaliopsis sind die Beine mangelhaft ausgebildet.

Anisopoda (Lit. S. 26). Thoracopod 1—8 (Fig. 160, 172, 174): Coxale sehr kurz, oft nicht ein besonderes Glied; Endopodit fast stets 4-gliedrig (Ischium mit Basale verschmolzen oder obsolet, Dactylus klauenförmig); Exopodit nur am 2. (Fig. 172) und 3. Thoracopod der Apseudidae vorhanden (klein, 2-gliedrig, am proximalen Ende des Basale sitzend), sonst stets (auch während der Ontogenese) fehlend. Von den anderen verschieden ist das 1. (Maxilliped) und 2. (Cheliped) Thoracopod. Maxilliped (Fig. 160): Protopodit 2-gliedrig; Coxale mit gestieltem Epipodit von verschiedener Form und Größe; die beiden Basalia berühren sich medial oder sind verwachsen, jedes mit einem Endit am distalen Rande der Vorderfläche (die beiden Endite verkoppelt oder verwachsen). Cheliped (Fig. 172): Basale dick, mit verengtem Proximalende am Rumpf artikulierend und mit dem Ischium meistens verschmolzen (bei Anarthrura nicht); Propus und Dactylus bilden eine kräftige Schere. Das 3. Thoracopod ist bei den Apseudidae ein Grabbein, durch Größe ausgezeichnet (und bei Apseudes auch dadurch, daß sein Coxale selbständig ist und einen Stachelfortsatz trägt), sonst aber wie die folgenden Paare gegliedert. Das letzte Thoracopod erhalten die Jungen erst nach dem Ausschlüpfen.

Isopoda (Lit. S. 26). Die Thoracopodien des 1. Paares sind Maxillipeden; sie stoßen median zusammen, ohne zu verwachsen, sind aber bei vielen Valvifera, Asellota und Oniscoidea durch Häkchen am Endit des Basale verkoppelt. Coxale kurz, meist vom Basale deutlich abgesetzt, öfters laterad verbreitert, mit Epipodit (akzessorische Brutplatte; fehlt nur den Gnathiidae und scheint bei manchen Aegidae und Oniscoidea mit einem Lateralfortsatz des Coxale zu verschmelzen) und selten mit kleinem, beborstetem caudaden Enditlappen. Basale mit Endit von verschiedener Größe (bei den Arcturidae zuweilen beweglich). Endopodit (Palpus) meist kürzer, nicht selten auch länger als das Protopodit,

gewöhnlich 4—5-gliedrig, bei manchen Anthuridae, Aegidae, Oniscoidea 2—3-gliedrig, bei Trichoniscidae, manchen Anthuridae und jungen Gnathiidae kaum gegliedert. — Das Exopodit fehlt am ersten wie auch an allen folgenden Beinen; alle Thoracopodien aber werden im Embryo als Spaltbeine angelegt. — Die 7 hinteren Thoracopodienpaare (Peräopodien) scheiden sich nach Haltung und Funktion in 2 Gruppen, deren Gegensatz allerdings sehr verschieden ausgeprägt und oft verwischt sein kann; das 5. Thoracopod gehört meist zur hinteren (Fig. 17), seltener (Arcturidae, Asellota, Fig. 19) zur vorderen Gruppe; die vordere Gruppe ist mehr prehensorisch, die hintere mehr lokomotorisch (Kriechen; selten Schwimmen: Munnopsidae): Thoracopod 2 öfters mit Besonderheiten (gedrungen und zuweilen mit einer Subchela bei Anthuridae, Arcturidae, Asellota; blattartig und mit reduzierter Gliedzahl bei adulten Gnathiidae); bisweilen (Munnopsidae) ist das 4. und 5. (seltener das 3.) Paar sehr viel länger als die anderen Beine. Die Thoracopodien bestehen meist aus 6 Gliedern (Fig. 176), von denen das letzte gewöhnlich klauenförmig und das erste langgestreckt ist; das Coxale scheint in das Rumpfsegment aufgenommen zu sein, so daß jedes Bein aus Basale und 5 Endopoditgliedern bestehen würde. Die Peräopodien von Idotea, der Arcturidae und meisten Asellota (auch das 3. Thoracopod junger Gnathiidae) haben 7 Glieder (Fig. 177), deren Homologie nicht feststeht. Thoracopod 8 wächst erst nach dem Ausschlüpfen der Jungen hervor; den Gnathiidae fehlt es ganz. — Bei den Bopyridae können entsprechend der Krümmung des Rumpfes der ♀ auch die Thoracopodien (und Brutplatten) asymmetrisch sein; die Kopfgliedmaßen sind verkümmert, die Thoracopodien funktionieren als Klammerorgane und sind zuweilen dorsad verlagert; die Pleopodien (öfters mit Einschluß der Uropodien) sind ausschließlich Atemorgane. Diese während der Metembryogenese sich einstellenden Umbildungen sind bei den übrigen (symmetrischen) Parasiten, den Dajidae, Entoniscidae und besonders Cryptoniscidae, in verschiedenem und meist verstärktem Maße vorhanden; die Pleopodien können fehlen, aber auch, gleich den Lappen an Thorax und Pleon, Respirationsorgane sein. Bei den ♂ sind Cephalo- und Thoracopodien weniger rückgebildet; bisweilen fehlen die Pleopodien.

Amphipoda (Lit. S. 27). Das 1. Thoracopod ist ein Maxilliped (Fig. 154), die übrigen 7 (Peräopodien) funktionieren als Greif- und Kriechorgane; das 2.—5. Paar unterscheidet sich vom 6.—8. in der Haltung (Fig. 16, 21); durch Besonderheiten ausgezeichnet ist das 2. und 3. Paar (Gnathopodien, Fig. 178, 179) und bei den Hyperoidea nicht selten auch das 6. oder 6. und 7. Paar; bei den Hyperoidea kann das 8. Paar verkümmern; unter den Lämodipoden hat nur Proto die volle Zahl der Thoracopodien, sonst ist bei ihnen das 4. und 5., zuweilen auch das 6. Paar rudimentär oder fehlt. Das Exopodit fehlt den Thoracopodien schon bei ausschlüpfenden Jungen, deren Beine denen der Adulten ähneln. — Maxilliped (Fig. 154): Coxalia und öfters (Gammaridae, Hyperoidea) auch Basalia median verwachsen; Epipodit fehlt. Basale und 1. Endopoditglied bei den Gammaroidea mit je einem Endit (Lamina interna und externa genannt, wie auch die Endite der Maxillen), die große Platten sein können und selten (Leucothoe, Ingolfiella) rudimentär sind; Koppelhaken fehlen daran. Das Endopodit (Palpus) der Gammaroidea und Caprellidae hat 5 Glieder; Endglied meist klauenförmig, bei manchen Orchestiidae und Iphimediidae fehlend; bei Lafystius fehlt auch das vorletzte Glied; bei den Hyperoidea (ausgenommen die Synopiidae) verwachsen die beiden Endite der verschmolzenen Basalia zu einer Zunge,

und der Palpus ist ungegliedert; bei den Cyamidae besteht der Maxilliped nur aus einem kurzen Basale mit Endit und Palpusstummel. — 2.—8. Thoracopod sind 6-gliedrig, da das Coxale in das Epimer, woran das Basale artikuliert (oder beim Mangel von Epimeren in das Segment selbst) eingegangen ist (nur bei Ingolfiella und den Caprellidae hat sich das Coxale einige Selbständigkeit bewahrt); das Endglied ist selten (Oediceros) lamellös, meistens eine Klaue und kann bisweilen (Pontoporeiidae) fehlen; bei Cyamidae ist die Gliedzahl einiger Beine durch Verschmelzung von Ischium und Basale auf 5 reduziert. Hinter dem Rumpfgelenk der Basalia sitzen die Kiemen, hinter diesen die Oostegite an den Epimeren oder der Bauchwand. Die letzten Glieder der Thoracopodien, besonders der Gnathopodien, bilden oft eine Subchela (Greifhand) oder selbst Chela (Schere); entweder wird der Propus zum Handgliede (durch Verdickung und Ausstattung mit Randzähnen und zuweilen auch mit dem festen Scherenhaken), und der Dactylus bildet den beweglichen Scherenhaken (Fig. 179, Corophiidae, Lysianassidae, Cheluridae, Eusiridae etc., Laemodipoda) — oder der Carpus wird zum Handgliede (oder liefert wenigstens den proximalen Scherenhaken), während der bewegliche Scherenhaken von Propus und Dactylus zusammen gebildet wird (Fig. 178, Leucothoe, Oediceridae etc., Hyperiidae, Oxcephalidae, 5. Bein der Phronimidae, Gnathopodien von Ingolfiella).

Anomostraca (Lit. S. 27). Die 8 Thoracopodien (Fig. 167) haben 2-gliedrige Protopodite und 5—6-gliedrige Endopodite (Kriechorgane); das Exopodit ist am 1. und 7. Beine eine ungegliederte Lamelle, am 2.—6. Bein eine mehrgliedrige Geißel; am 7. Bein kann es fehlen, und am 8. Bein fehlt es immer; Coxale am 1. Bein gewöhnlich mit 2 beborsteten Enditen und am 5., 6. und 7. Bein der ♀ mit einem solchen.

Sympoda (Lit. S. 27). Alle 8 Thoracopodien (Fig. 156, 166, 168) haben ein 2-gliedriges Protopodit (Coxale sehr kurz; Basale lang, mediad-convex gekrümmt) und ein 4—5-gliedriges (am 1. Paare bei Campylaspis ungegliedertes) Endopodit (Viergliedrigkeit soll durch Verschmelzung von Basale und Ischium entstehen); das Exopodit, das am 1., 2. und 8. Paare stets und am 5. und 6. Paare öfters fehlt, hat, wenn es gut ausgebildet ist, 2 längere und mehrere (bis 12) kurze Glieder; es ist am 3. und 4. Paare (Fig. 166) stets gut entwickelt (bei den ♂ besser als bei den ♀) und findet sich bei den ♂ gewöhnlich auch am 7. Paare; es artikuliert am proximalen Ende des Basale. — Thoracopod 1 und 2 (zum Teil auch 3) sind Maxillipeden; die Endopodite der übrigen Beine funktionieren als Kriech- und Graborgane, ihre Exopodite als Ruderorgane. Der 1. Maxilliped (Fig. 156) trägt am Coxale den Respirationsapparat; Basale-Ischium gewöhnlich mit Endit am distalen Rande. 2. Maxilliped (Fig. 168): Coxalia verwachsen, jedes mit einem caudaden beborsteten Anhang (Endit?); Endopodite 4-gliedrig, fingerförmig gekrümmt (laterad-konvex). — Den ausschlüpfenden Jungen fehlt das 8. Thoracopod, während das 1.—7. im wesentlichen definitive Form hat.

Schizopoda (Lit. S. 28). Protopodit der 8 Thoracopodien (Fig. 158, 173) ungegliedert; Endopodit gewöhnlich 5-gliedrig (Endglied zuweilen klauenförmig), bei manchen Mysididae mit sekundär gegliedertem Propus; zwischen Carpus und Propus meistens ein Kniegelenk. Exopodit des 2.—8., öfters auch des 1. Paares (Fig. 158) ein vielgliedriges, geißelförmiges Ruderorgan. Ueber die Epipodite s. S. 74. Das 1. Thoracopod ist ein Maxilliped (Fig. 158): Endopodit verkürzt, mediad gekrümmt;

Basale meistens, seltener auch die proximalen Endopoditglieder, mit beborsteten Enditen; Exopodit öfters verkümmert oder ausgefallen. Bei Arachnomysis ist der Maxilliped vom 2. Bein fort- und an die Maxillen gerückt. Die übrigen Thoracopodien (Fig. 173, Peräopodien) sind einander meistens ähnlich (ziemlich verschiedenartig bei Eucopia), doch können die für das 1. Paar angeführten Modifikationen in geringerem Grade auch am 2. auftreten (Gnathopod). Bei den ♂ der Mysididae trägt jedes Coxale des 8. Beines einen Penis.

Dichelopoda (Lit. S. 28). Die Thoracopodien (Fig. 175, 219) sind, von den hinteren Paaren zunächst abgesehen, sehr übereinstimmend gebaut; nur kann am 1. Paar (Thysanoessa, Nematoscelis) oder 2. Paar (Stylocheiron) das auch an den übrigen Beinen fast immer längere Endopodit sehr lang sein und im 2. Paar eine kleine Schere tragen; Protopodit 1—2-, Endopodit fast stets 5-, Exopodit 2-gliedrig; Coxale (in geringerem Grade auch Basale) besonders an den vorderen Beinpaaren mit vorspringendem, beborstetem Endit, außerdem mit Epipoditanhängen (S. 74). Die letzten beiden Beinpaare, oder nur das hinterste, erreichen nicht die Ausbildung der vorderen; besonders ist das Endopodit klein oder fehlt; dabei ist die zugehörige Kieme nicht bloß erhalten, sondern sogar reicher verästelt als an den vorhergehenden Paaren; bei Euphausia sind die beiden letzten Beinpaare nur durch die Kiemen und je einen kleinen beborsteten Anhang vertreten. Schon die erste äußere Anlage (Metanauplius) des 1. Thoracopods ist zweilappig; in der Ontogenese der übrigen Thoracopodien erscheint das Exopodit später als das Endopodit und danach die Kieme.

Decapoda (Lit. S. 28). Thoracopod 1—3 (Fig. 157, 162, 163, 207—209) sind Maxillipeden und bilden den Uebergang von der Maxillen- zur Peräopodienform. Protopodit am 1. Paar 1-, am 2. und noch schärfer am 3. Paar 2-gliedrig, am 1. Paar mit 2 oft stark vorspringenden Enditen, wovon Andeutungen auch zuweilen am 2. Paar. Endopodit des 1. Paares öfters klein, ungegliedert (z. B. bei den Eucyphidea, wo es aber auch 2-gliedrig sein oder fehlen kann), nicht selten jedoch auch bis 5-gliedrig (Peneidae etc.); Endopodit des 2. und 3. Paares gewöhnlich 5-gliedrig, doch Ischium oft mit Basale verschmolzen; charakteristisch ist die mediad übergebogene Haltung des Endopodites im 2. Paare (bei Stylodactylus ist der Dactylus im 2. Paare in 2 Glieder gespalten, die nebeneinander am Propus artikulieren). Exopodit bei manchen Natantia ungegliedert, im 2. und 3. Paar sogar bisweilen fehlend, bei den Eucyphidea oft mit großem lateralen Lappen; sonst mannigfaltig geformt, am häufigsten ein Schaft mit terminaler Geißel. Sehr vereinfacht sind die Maxillipeden von Lucifer (Fig. 159); sie bestehen nur aus Proto- und Endopodit (der 1. Maxilliped ist 2-gliedrig), so daß besonders der 2. und 3. den Peräopodien ähneln. — Die Peräopodien (Thoracopod 4—8; Fig. 164, 165, 210) sind fast überall vollzählig; nur bei den Sergestidae sind die beiden hintersten Paare klein oder fehlen, und bei Crangonidae kann das 5. Thoracopod klein sein oder (Paracrangon) fehlen. Es sind Scheren- oder Gehbeine, meistens ohne Exopodit; nur manche Natantia (Pasiphäidae, Acanthephyridae, einige Atyidae und Peneidae) haben reduzierte Exopodite (am besten ausgebildet bei Cerataspis) an allen 5 oder nur an den vorderen Peräopodien. Die Beine sind meist 7-gliedrig; doch verwachsen bei fast allen Reptantia Basale und Ischium. Bei einigen Eucyphidea ist der Carpus des 5. Thoracopods (Fig. 165) und bei Stenopus Carpus und Propus des 7. und 8. Thoracopods sekundär in

einige bis zahlreiche Ringel gegliedert. Das mannigfaltig geformte Endglied (Dactylus) der Peräopodien ist bei den Natantia nicht selten und bei den Reptantia gewöhnlich klauenförmig. Oft bildet die Klaue mit einem Fortsatz des Propus eine Schere; das geschieht vorzugsweise am 4. Thoracopod (bei den meisten Anomura und Brachyura sogar ausschließlich, doch haben manche auch an den hintersten Paaren Chelae oder Subchelae); bei den Macrura können Scheren aber auch an den folgenden, ja an allen 5 (Polycheles) Peräopodien vorkommen, und sie können auch ganz fehlen (Loricata, Hippidae). Nicht selten sind die Scheren des 4. Thoracopods asymmetrisch in Größe und Form (Przibram 1905). Das 8. oder 7. und 8. Thoracopod hat bei Anomuren und manchen Brachyuren besondere Funktionen und dementsprechend abweichenden Bau. Epipoditanhänge s. S. 75. — Auch solche Thoracopodien, denen im definitiven Zustande das Exopodit fehlt, machen bei den Macruren in der Regel die Spaltbeinform durch mit einem als Ruderorgan funktionierenden Exopodit, das nach Ablauf der Mysis-Periode abfällt. Indessen können sich bei Eucyphidea die hintersten Thoracopodien (bei manchen sogar das 4.—8. Paar) direkt zu Stabbeinen entwickeln, ohne ein Exopodit anzulegen. Bei Anomuren und Brachyuren ist diese direkte Entwickelung der Peräopodien allgemein.

Stomatopoda (Lit. S. 28). Thoracopod 1—5 sind Maxillipeden (1 mit Putz-, 2—5 mit Greiffunktion), 6—8 sind Kriechbeine. Die Maxillipeden haben 6 Glieder; Propus und der klauenförmige Dactylus bilden eine Greifhand, die am 1. Paar (Putzbein, Fig. 161) sehr klein, am 2. Paar (Raubbein, Fig. 171) sehr groß ist; Coxale mit Blattkiemen. Kriechbeine (Fig. 169) mit 3-gliedrigem Proto-, 2-gliedrigem Exo- und 2-gliedrigem (zuweilen undeutlich) Endopodit; die Exopodite sind länger als die Endopodite und sind die eigentlichen Kriechwerkzeuge; Coxale des 8. Beines mit Penis. Die Maxillipeden entwickeln sich entweder direkt oder gehen aus typischen Ruderspaltbeinen (Protopodit und Aeste 2-, nur Endopodit des 1. Paares 3-gliedrig, Fig. 356) hervor, deren Exopodit abgeworfen wird, während das Endopodit sich umformt (Fig. 170); Ischium und Merus scheinen sich nicht zu trennen. Die Ontogenese der Kriechbeine ist immer direkt; die Abgliederung des 2. vom 3. Protopoditgliede beginnt gleichzeitig mit der des 2. vom 1. oder kurz danach.

b) Pleopodien und Uropodien (Fig. 180—200).

Die Pleopodien, die, wie wir oben (S. 20) sahen, bei den Phyllopoden zwar vorhanden, aber nicht als eine besondere Gruppe von Beinen gegen die Thoracopodien abgegrenzt sind und den übrigen Entomostraken fehlen, sind bei fast allen Ordnungen der Leptostraca und Malacostraca in der vollen Zahl von 6 Paaren vertreten; doch können von den vorderen 5 Paaren bei Arten der Anisopoda, Isopoda, Amphipoda, Schizopoda, Decapoda, Sympoda einige oder selbst alle fehlen (in solchem Falle pflegen sie bei den ♂ zahlreicher und besser ausgebildet als bei den ♀ zu sein); das 6. Paar fehlt nur bei einem Teil der Decapoden.

Man teilt die Pleopodien in zwei Gruppen, eine vordere, die gewöhnlich die vorderen 5, bei Leptostraken (Fig. 14) die vorderen 4, bei Amphipoden (Fig. 16, 21) die vorderen 3 Paare umfaßt und als Pleopodien s. str. bezeichnet wird, und eine hintere Gruppe, bei den Malacostraca Uropodien genannt. Von Uropodien haben die

meisten Malacostraken also nur 1 Paar, das bei Anomstraken und Thoracostraken mit dem Telson die Schwanzflosse (Schwanzfächer) bildet.

Die Pleopodien sind typische Spaltbeine und sprossen bereits als solche bei jungen Tieren hervor: nicht selten verkümmert oder schwindet ein Spaltast (fast stets das Endopodit), und bei den ♂ werden das 1. oder das 1. und 2. Paar oft in Kopulationsorgane

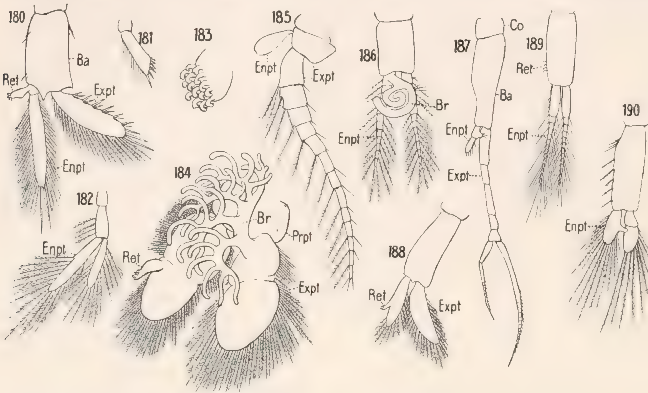


Fig. 180—190. **Pleopodien.** Fig. 180. **Leptostraca,** ein vorderes Pleopod. Fig. 181 **Leptostraca,** ein hinteres Pleopod. Fig. 182. **Apseudidae.** Fig. 183. **Stomatopoda,** Ende eines Retinaculum. Fig. 184. **Stomatopoda.** Fig. 185. **Anomostraca.** Fig. 186. **Siriella.** Fig. 187. **Mysididae** ♂, Pleopod 4. Fig. 188. **Dichelopoda.** Fig. 189. **Amphipoda.** Pig. 190. **Sympoda.** *Ba* Basale, *Br* Kieme, *Co* Coxale, *Enpt* Endopodit, *Expt* Exopodit, *Prpt* Protopodit, *Ret* Retinaculum.

umgestaltet. Das Coxale ist kurz und öfters unterdrückt; die Aeste sind meistens flach und 1—2-gliedrig, doch haben sie auch die Form vielgliedriger Geißeln (Fig. 186, 189), aber sehr selten an den Uropodien (Fig. 195).

Die Hauptfunktion der Pleopodien s. str. besteht im Rudern, während das Uropod die lokomotorischen Aktionen des Pleons (Steuern, Hemmung der Vorwärtsbewegung, Rückwärtsbewegung) ergänzt; die Beine pflegen sich daher mehr und mehr um- und rückzubilden, je mehr die schwimmende Lokomotion gegen eine kriechende vertauscht wird. Der Ruderfunktion dienen auch die Retinacula (Fig. 183), d. h. Vorrichtungen zur Verkoppelung der beiden Beine eines Paares, die dadurch zu synchronischem Pendeln gezwungen werden: im wesentlichen Haken am Medialrande der Beine, die in Haken des Beines der Gegenseite eingreifen; bei Leptostraken, Stomatopoden, Dichelopoden und Decapoden finden sie sich am Endopodit (Fig. 180, 184, 188), bei Thoracostraken am Protopodit (Fig. 189). Ferner dienen, wie erwähnt, die vordersten Pleopodien den ♂ oft als Kopulationsorgane, und die Pleopodien der Stomatopoden, vieler Isopoden, vielleicht auch einiger Schizopoden sind in den Dienst der Atmung gestellt und können Kiemenanhänge haben (unten S. 67). Das Uropod der Schizopoden enthält das Gleichgewichtsorgan (Fig. 194, 255).

Leptostraca (Lit. S. 26). Pleopod 1—4 (Fig. 180, 181): Protopodit 2-gliedrig (Coxale sehr kurz), Aeste gestreckt, Exopodit 1-, Endopodit 2-gliedrig; am kurzen 1. Endopoditglied ein Retinaculum. Pleopod 5 und 6 rudimentär, bestehen aus jederseits 2 Gliedern (Endopodit fehlt wohl); das 6. Paar des ♀ ungegliedert.

Anisopoda (Lit. S. 26). Pleopod 1—5 (Fig. 182): Protopodit 2-, Aeste 1-, selten 2-gliedrig; bei Tanais fehlt das 4. und 5. Paar und bei anderen Tanaidae können alle 5 Paare dem ♀ fehlen, während sie beim ♂ normal sind. Uropod (Fig. 195): Protopodit ungegliedert: Aeste meist

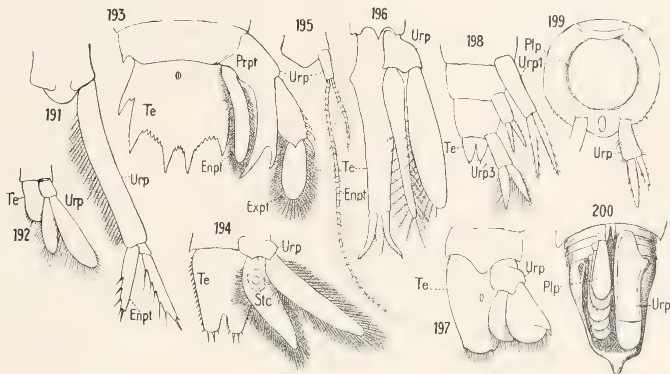


Fig. 191—200. **Uropodien** und **Telson.** Fig. 191. **Sympoda.** Fig. 192. **Anomostraca.** Fig. 193. **Stomatopoda.** Fig. 194. **Mysididae.** Fig. 195. **Apseudidae.** Fig. 196. **Dichelopoda.** Fig. 197. **Eucyphidea.** Fig. 198. **Gammaroidea.** Fig. 199. **Isopoda asellota.** Fig. 200. **Isopoda valvifera.** *Enpt* Endopodit, *Plp* Pleopod, *Prpt* Protopodit, *Te* Telson, *Urp* Uropod.

kurz, wenig gliedrig, bei den Apseudidae aber vielgliedrig, geißelartig; Exopodit kürzer und noch öfter ungegliedert als das Endopodit, zuweilen (Anarthrura) mit Protopodit verschmolzen oder (Tanais) fehlend.

Isopoda (Lit. S. 26). Trotz der häufigen Reduktion der Pleonsegmentierung sind überall 5 Paar Pleopodien s. str. da, nur bei den ♀ der Asellota fehlt das 2. Paar. Die Pleopodien der Flabellifera und Valvifera sind Ruderbeine mit kurzen, 1- oder 2-(3?-)gliedrigen Protopoditen, die am Medialrande Koppelborsten haben können (Cirolanidae), und mit platten, meist breiten Aesten (1-, selten 2-gliedrig), die an den hinteren Paaren meist schwächer beborstet sind; bei manchen Gnathiidae sind die Aeste schlauchförmig. Bei den Asellota sind die vorderen Pleopodien zu Deckeln für die hinteren Paare, und bei den Oniscoidea die Exopodite zu Deckeln für die Endopodite umgewandelt. Am 2. Paare, bei den meisten Oniscoidea auch am 1. Paare (besonders am Endopodit), tragen die ♂ sekundäre Kopulationsorgane. — Uropod (Fig. 199) meist kurz, Protopodit und Aeste 1-gliedrig, Endopodit selten 2-gliedrig, Exopodit zuweilen fehlend; die Aeste sind blatt-, griffel-, klauenförmig. Bei den Valvifera bilden Protopodit und Exopodit jederseits eine große zweigliedrige Platte (Fig. 200), die sich von beiden Seiten her mediad über die Pleopodien legt; das Endopodit ist klein und fehlt zuweilen.

Amphipoda (Lit. S. 27). Pleopod 1—3 (Fig. 189): Ruderbeine; Protopodit ungegliedert, oft mit Koppelhaken, Aeste vielgliedrig, geißelförmig. Uropod 1—3 (Fig. 198): Protopodit und Aeste ungegliedert (nur Exopodit bisweilen 2-gliedrig, Endopodit kann mit Protopodit verschmelzen); Aeste griffel-, blatt- oder klauenförmig; am 3. Paar ist das Endopodit bei manchen Gammaroidea rudimentär oder (Corophiidae, Stenothoidae, Podoceridae etc.) fällt aus, wogegen das Exopodit sehr lang werden kann (Chelura); das 2. oder 3. Uropodienpaar oder beide Paare können rudimentär sein oder fehlen (Phliantidae, Dulichiidae). Die 3 vorderen Pleopodienpaare von Ingolfiella sind kleine ungegliederte Platten und das 3. Uropod ein 2-gliedriger Stummel. Bei den Laemodipoda sind alle Pleopodien, wie das Pleon selbst, sehr rudimentär, zuweilen bis zum völligen Schwunde; solcher Rudimente sind höchstens (Cercops) 4 Paare (an Segment 1, 2, 4, 5) vorhanden. Die Pleopodien sind bei den ausschlüpfenden Jungen im wesentlichen fertig; nur die Hyperoidea haben sie noch nicht oder in unentwickeltem Zustande.

Anomostraca (Lit. S. 27). Pleopod 1—5 (Fig. 185): Protopodit 2-gliedrig; Exopodit vielgliedrig, geißelartig; Endopodit ungegliedert, kurz, am 5. Bein und bei Koonunga an allen Beinen fehlend, bei allen ♂ am 1. und 2. Bein zu sekundären Kopulationsorganen umgeformt. Uropod (Fig. 192) mit ungegliedertem Proto-, Endo- und Exopodit.

Sympoda (Lit. S. 27). Pleopod 1—5 (Fig. 190) fehlen den ausschlüpfenden Jungen und den ♀ stets, zuweilen auch den ♂; die ♂ anderer Arten haben Pleopodien an den 2 oder 3 vorderen oder selbst allen 5 Segmenten; sie sind zuweilen ungegliedert, meist aber mit 2-gliedrigen Protopoditen (Coxale kurz) und 1—2-gliedrigen Aesten versehen (keine Retinacula). Uropod (Fig. 191): Protopodit 1-gliedrig, gewöhnlich lang, Endopodit 1—3-gliedrig, Exopodit 2-gliedrig.

Schizopoda (Lit. S. 28). Pleopod 1—5 (Fig. 186, 187). Bei den ♀ und ♂ der Lophogastridae und von Eucopia sind alle 5 Paare Ruderbeine mit 2-gliedrigem Protopodit (Coxale kurz) und 2 vielgliedrigen, geißelartigen Aesten, ohne Retinacula. Die ♀ der Mysididae haben verschiedengradig (gewöhnlich stark) verkümmerte Pleopodien; die der ♂ sind entweder auch verkümmert, oder aber sie sind Ruderbeine wie bei den Lophogastridae (in welchem Fall das 1. Endopoditglied einen, bei Siriella kiemenartigen, Anhang hat, und das Endopodit des 1. Paares ungegliedert ist) mit nur geringen sexuellen Merkmalen an einzelnen Paaren, oder endlich es zeichnen sich einzelne Paare durch Größe und Form aus (besonders das 4. durch Streckung des Exo-, seltener des Endopodits), während die anderen Paare mehr oder minder verkümmern. Uropod (Fig. 194): Protopodit und Aeste ungegliedert, Exopodit zuweilen 2-gliedrig; Endopodit der Mysididae gewöhnlich mit Statocyste.

Dichelopoda (Lit. S. 28). Pleopod 1—5 (Fig. 188): Protopodit 2-gliedrig (Coxale kurz), Aeste ungegliedert, Endopodit mit Retinaculum, Endopodit des 1. und 2. Paares der ♂ ein kompliziertes Kopulationsorgan. Uropod (Fig. 196): Protopodit und Aeste 1- (Exopodit selten 2-)gliedrig.

Decapoda (Lit. S. 28). Pleopod 1—5 bei allen Natantia vollzählig; doch ist das 1. Paar oft weniger gut ausgebildet; bei den ♀ der Astacidae, Nephropsidae, Thalassinidae, Galatheidae ist es rudimentär oder fehlend, und bei den Loricata fehlt es in beiden Geschlechtern; sehr selten (Homola) haben die ♀ der Brachyura das 1. Paar; bei ihren ♂ fehlt stets das 3.—5. Paar; die Pleopodien der ♂ sind bei den

meisten Paguridae rudimentär und bei ihren ♀ nicht vollzählig und nur einseitig vorhanden. Protopodit der Pleopodien 1- oder 2- (Coxale kurz) gliedrig (Fig. 213); Aeste meist 1-, selten 2-gliedrig, lamellös oder peitschenförmig und dann zuweilen (Peneidae) geringelt; das Endopodit fehlt öfters am 1. Paar, selten (Sicyonia) auch an den folgenden Paaren;

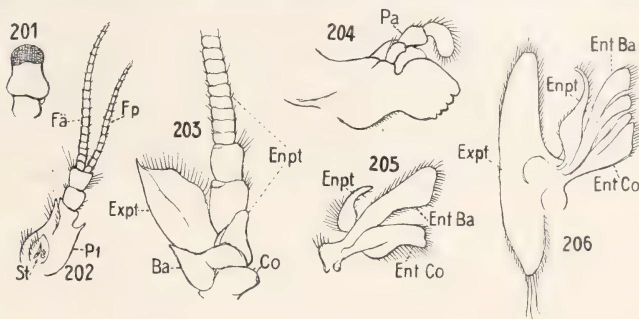


Fig. 201—206. **Potamobius**, Cephalopodien (nach HUXLEY). Fig. 201. Stielauge. Fig. 202. Antennula. Fig. 203. Antenne. Fig. 204. Mandibel. Fig. 205. Vordere Maxille. Fig. 206. Hintere Maxille. *Ba* Basale, *Co* Coxale, *Enpt* Endopodit, *Ent* Endit, *Expt* Exopodit, *Fä* Sinnesgeißel, *Fp* Nebengeißel, *P* Schaftglied, *Pa* Palpus, *St* Statocyste.

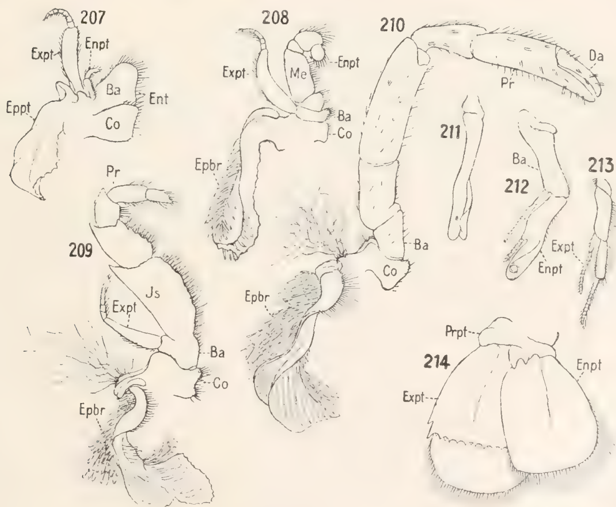


Fig. 207—214. **Potamobius**, Rumpfbeine (nach HUXLEY). Fig. 207—209. Thoracopod (Maxilliped) 1—3. Fig. 210. Thoracopod 6. Fig. 211 Pleopod 1, ♂. Fig. 212. Pleopod 2, ♂. Fig. 213. Pleopod 3, ♀. Fig. 214. Uropod. *Ba* Basale, *Co* Coxale, *Da* Dactylus, *Enpt* Endopodit, *Ent* Endit, *Epbr* Kieme, *Eppt* Epipodit, *Expt* Exopodit, *Is* Ischium, *Me* Merus, *Pr* Propus, *Prpt* Protopodit.

es trägt Retinacula (Stylamblys) bei den Eucyphidea, Loricata ♀, und einigen Thalassinidae. Das 1. und meist auch das 2. Pleopodienpaar ist bei den ♂ der Peneidae, vieler Macrura reptantia (Fig. 211, 212), Anomura und aller Brachyura zu einem oft komplizierten Kopulationsorgan umgestaltet. Uropod (Fig. 197): Protopodit und Aeste ungegliedert, bei Astacidae (Fig. 214) Exopodit 2-gliedrig; Uropod bei den Paguridae um- und rückgebildet, fehlt bei Lithodes und Brachyuren.

Stomatopoda (Lit. S. 29). Pleopod 1—5 (Fig. 184): Breite, flache Ruderbeine mit ungegliedertem Protopodit und unvollkommen gegliederten Aesten; Endopodite durch Retinacula verkoppelt, Exopodite mit Kiemenbüschel (S. 76); Endopodit des 1. (spurweise auch des 2.) Paares des ♂ Hilfsorgan bei der Kopulation. Uropod (Fig. 193) mit ungegliedertem Protopodit, dessen ventraler Panzer in einen Gabelfortsatz ausgeht; Endopodit 1-, Exopodit 2-gliedrig.

3. Respirationsorgane und Epipodialgebilde.

Da die meisten Kiemen der Crustaceen aus Epipoditen entstanden sind, so erscheint es praktisch, die Atmungsorgane und Epipodialgebilde zusammen zu behandeln; es wird sich indessen zeigen, daß es auch Kiemen von anderer Herkunft und Epipodite von anderer Funktion gibt. (Literatur: Claus 1885, Thiele 1905, Bernecker 1909, ferner die S. 22 ff. zitierten Arbeiten.)

a) Respirationsorgane.

Als primitives Respirationsorgan kann man das Integument der gesamten Körperoberfläche in Anspruch nehmen, und es ist nicht ausgeschlossen, daß größere Teile davon (besonders solche von lamellöser Form) diese Funktion auch bei Arten weiter versehen, die in den Besitz spezifischer Respirationsorgane gekommen sind.

Damit nun ein Körperteil bei einem Krebse sich zu einem spezifischen Respirationsorgan qualifiziere, muß er folgende 3 Bedingungen erfüllen: 1) er muß von einer Cuticula (Respirationsmembran) bedeckt sein, die für den Gaswechsel leicht durchlässig ist (was im allgemeinen wohl mit der Forderung möglichst geringer Dicke der Membran zusammenfallen dürfte), 2) er muß eine Oberfläche haben, die im Verhältnis zu seinem Volumen möglichst groß ist, d. h. lamellenförmig oder in Läppchen oder feine Zweige aufgelöst sein, 3) es muß in ihm eine lebhafte Zirkulation des Blutes stattfinden, die zugleich so geregelt ist, daß das Blut möglichst ausgiebig mit dem vom Wasser umspülten Integument in Berührung kommt, was dadurch geschieht, daß den Blutbahnen durch Einschiebung von bindegewebigen Balken und Septen ein mäandrischer Verlauf gegeben wird. (Außerdem zeigt auch die Hypodermis der Respirationsorgane gewisse Eigenheiten der Zellstruktur: große, oft sehr dicke, manchmal sehr flache Zellen mit großen Kernen, Streifung des Zellplasmas senkrecht zur Oberfläche, Eigenheiten, die zuweilen sehr markant, aber weder allgemein gültig noch in ihrer Beziehung zur Atemfunktion erklärt sind.)

Die Atemorgane, die bei den Crustaceen den genannten Bedingungen entsprechen (allerdings in sehr verschiedenem Maße), sind ent-

weder Teile und Anhänge des Körperstammes oder der Gliedmaßen, und wenn sie Teile von Gliedmaßen sind, so gehören sie meist zu den Thoracopodien, selten zu den Pleopodien.

Unter den respirierenden Teilen des Körperstammes sind die häufigsten die lateralen Stücke (Epimere) von Schale, Rückenschild, Mantel, und zwar ist es die zarte, ventrad oder mediad gekehrte Innenwand dieser Integumentduplikaturen, durch die der Gaswechsel stattfindet. So ist es bei den Ostracoda, Branchiura, Cirripedia (wo die Innenwand sich zur Vergrößerung der Oberfläche bisweilen fältelt), Leptostraca, Anisopoda, Mysididae, vielleicht Sympoda, und außerdem bei den zahlreichen mit Schale oder Schild versehenen pelagischen Larven. (Ueber die Kiemen an den Schildepimeren von *Birgus* s. unten S. 75.) Ferner kann die Dorsalhaut des Thorax bei Copepoden respiratorische Eigenschaften haben, und bei manchen Ostracoden fältelt sie sich zu Kiemenblättchen.

Von den Bestandteilen der Thoracopodien sind es die lateralen Anhänge der Protopodite: die Epipodite, die die Qualitäten eigentlicher Kiemen (Branchien) erlangt haben. Nur bei den Leptostraken ist das Exopodit in nicht geringerem Grade Atemorgan als das Epipodit (Fig. 155).

Unter den Entomostraken besitzen nur die Phyllopoden und ein Teil der Cladoceren (vielleicht auch der Cirripedia pedunculata) Epipodialkiemen an den Thoracopodien. Dagegen entbehren ihrer unter den Malacostraken nur die Isopoden, Anisopoden und Mysididae. Alle 8 Thoracopodien haben Epipodialkiemen nur bei den Leptostraken, fast alle bei den Anomostraca, Schizopoda, Dichelopoda, Decapoda; bei anderen Malacostraken finden sie sich nur an einigen Thoracopodien, bei den Sympoden nur am 1. Paar.

Diese Kiemen haben entweder die Form von Platten oder Säckchen (Phyllopoda Fig. 136, 146, Cladocera Fig. 147, Anomostraca Fig. 167, Amphipoda Fig. 179, Stomatopoda Fig. 161, 171) mit glatten Flächen und Rändern, oder mit Kämmen von Lamellen (Amphipoda, Sympoda Fig. 156) versehen, oder sie sind Bäumchen oder Federn mit lappigen oder schlauchförmigen Aesten und Fiedern (Schizopoda Fig. 173, Dichelopoda Fig. 175, 219, Decapoda 165, 208—210).

Durch die Pleopodien atmen die Isopoden, denen andere Atemorgane abgehen, die Stomatopoden (Fig. 184) und vermutlich (die Organe sind auf ihre Funktion nicht untersucht) einige Mysididae (Fig. 186). Bei den Isopoden sind es die blattförmigen Spaltäste der Pleopodien selbst, besonders die Endopodite der hinteren Paare, in denen die Respiration vor sich geht; nur bei dem riesigen Bathynomus hat die Körpergröße und die Sauerstoffarmut des Tiefseewassers die Entstehung von Kiemenbäumchen am proximalen Rande der Endopodite hervorgerufen. Auch die kiemenartigen Anhänge von Mysididen finden sich an den Endopoditen; dagegen hangen bei den Stomatopoden die reich verästelten Pleopodienkiemen an den Exopoditen.

Außer dem Integument, das den Körper außen bekleidet, wird auch dem Darm die Funktion eines Respirationsorgans zugeschrieben (Phyllopoda, Cladocera, Copepoda, Oniscoidea, pelagische Larven), besonders dem Enddarm. Die Ansicht stützt sich auf die Beobachtung

der rhythmischen Aufnahme von Wasser in den Darm, besonders durch den After.

Als Hilfsorgane der Respiration betrachten wir:

1) Schutzorgane. Da eine zarte Hülle zu den Erfordernissen der Atemorgane gehört, ist es erklärlich, daß Einrichtungen vorhanden sind, um sie vor Insulten zu schützen. Schutzorgane sind vor allem die Epimere des Schildes und die Klappen der Schale, deren festere und dickere Außenwand nicht nur die zarte respirierende Innenwand deckt, sondern die zugleich auch die Kiemen der Thoracopodien überdachen. Freilich ist dieser Schutz öfters nur der dem ganzen Rumpf gewährte (Phyllopoda conchostraca, Cladocera, Ostracoda, Leptostraca), zuweilen fehlt er auch ganz (Phyllopoda anostraca, Anomostraca), und manchmal ist er unvollständig, wie bei Schizopoda, Dichelopoda (Fig. 219) und vielen Decapoda natantia, wo die Kiemen, wenigstens zum Teil, unbedeckt bleiben und frei im Wasser flottieren. Zu einem besonderen Schutzdeckel (Branchiostegit) für die Kiemen aber sind die Schildepimere bei den Decapoda reptantia geworden (Fig. 215, 216), indem sich ihr freier Ventralrand immer enger und fester an die Coxalia der Beine legte und dadurch den vorher der Länge nach offenen Raum zwischen der Lateralwand des Thorax und den Epimeren beiderseits in eine geschlossene Kammer verwandelte, die schließlich nur noch durch einige kleine Oeffnungen mit der Außenwelt kommuniziert.

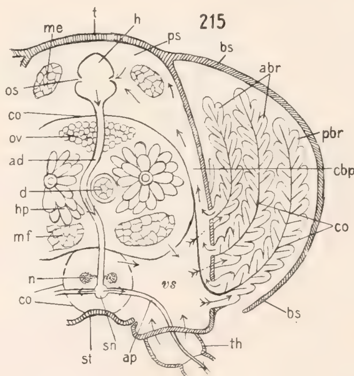


Fig. 215. **Potamobius** (Flußkrebs) ♀. Schematischer Querschnitt durch die hintere Thoraxgegend. (Nach Huxley und Plateau.) *abr* Kiemen (Arthrobranchien), *ap* Beinarterie, *ad* Arteria descendens, *bs* Kiemendeckel, *cbp* Branchiopericardkanal, *co* bindegewebige Scheidewände zwischen den Blutlakunen im Körper und in den Kiemen, *d* Darm, *h* Herz, *hp* Mitteldarmcoeca, *me* Streckmuskel des Pleon, *mf* Beugemuskel des Pleon, *n* Bauchstrang, *ov* Ovar, *os* Ostium, *pbr* Kieme (Podobranchie), *ps* Pericardsinus, *sn* Arteria subneuralis (Querschnitt), *st* Sternit, *t* Tergit, *th* Thoracopod, *vs* ventraler Blutsinus.

In diese beiden Atemkammern ragen die dorsad aufgerichteten Kiemen hinein, und der enge Anschluß der Kiemendeckel an die Coxalia nötigte die zahlreichen Kiemen der Decapoden, größtenteils von den Coxalia ab- und auf das Rumpfgelenk und sogar auf die Thoraxwand zu rücken. Aehnliche Atemkammern haben auch die Anisopoden und Sympoden, nur daß sie, der Kürze des Cephalothorax entsprechend, klein sind.

Den Kiemen vieler Amphipoden gewähren die Thoraxepimere (Fig. 16), den respiratorischen Teilen der Pleopodien der Isopoden (Fig. 199, 200) die Deckel Schutz, zu denen die vorderen Pleopodien oder die Uropodien versteift sind, während die Kiemenbüschel an den

Pleopodien der Stomatopoden in den tiefen Lücken zwischen den breiten Schwimmästen Deckung finden.

2) Ventilatoren. Atemorgane, die frei ins Wasser hineinragen oder an Lokomotionsorganen hangen, werden bei einigermaßen lebhaften Tieren auch ohne besondere Einrichtungen ausreichend mit frischem Wasser bespült; gleiches gilt von Kiemen, die von eigenen Muskeln bewegt werden, wie die an den Maxillipeden der Stomatopoden. Sind die Atemorgane aber in Kammern eingeschlossen, so benötigen sie für die Zufuhr von Atemwasser besonderer Vorrichtungen, die wir Ventilatoren nennen wollen.

Die Isopoden lüften ihre Pleopodienkiemen durch Oeffnen der beweglichen Schutzdeckel, die Ostracoden treiben frisches Wasser mit den Exopoditen (sog. Atemplatten) ihrer Mundgliedmaßen und des 1. Thoracopods (Fig. 105, 125, 152) an der Innenwand der ebenfalls beweglichen Schalenklappen vorbei, und auch die Schizopoden verstärken den Wasserstrom in ihren offenen Atemkammern durch die Schwingungen der Exopodite der 2. Maxille und der Epipodite der Maxillipeden (Fig. 158). Die von festen Wänden umgebenen Atemkammern der Anisopoden und Sympoden werden ebenfalls durch die Epipodite der Maxillipeden (Fig. 160) ventiliert, und für die der Decapoden funktionieren als Ventilatoren die Exopodite (Scaphognathite) der 2. Maxille, unterstützt durch die Exopodite der Maxillipeden (Fig. 134, 206—209). Diese Organe bewirken durch ihre Schwingungen einen Wasserstrom, der regulärerweise die Atemkammer von hinten nach vorn durchspült, und bei den Decapoden durch eine in der Mundgegend gelegene Oeffnung aus- und durch hintere Oeffnungen von wechselnder Zahl und Lage eintritt. Diese Stromrichtung des Atemwassers kann nun bei allen Decapoden, bei Adulten wie Larven, invertiert werden, indem die Ventilatoren ihre Schwingungen modifizieren. Die Inversion stößt hangengebliebene Fremdkörper aus der Atemkammer aus, und den Arten, die bis auf die Stirn im Sande eingegraben leben, ermöglicht sie überhaupt erst die Aufnahme von Atemwasser, das durch einen von den Endopoditen der Maxillipeden, bisweilen auch von den aneinander gelegten Antennulen hergestellten und mit Filterborsten ausgekleideten Kanal caudad zur vorderen Atemkammeröffnung geleitet wird. Vermutlich dient zu dem gleichen Zweck den Sympoden das Rohr, das die distalen Epipoditlappen des Maxillipedenpaares bilden (Fig. 156). — Diese auch im Dienste der Reinhaltung der Kiemen stehenden Einrichtungen führen uns zu der dritten Art von akzessorischen Atemorganen, zu

3) den Putzorganen. Bei den Ostracoden ist öfters das 1. oder 2. Thoracopod in ein Putzbein verwandelt (Fig. 140, 257), das den Atemraum auszufegen hat, und den Leptostraken (Fig. 107, 223), Anisopoden und Sympoden (Fig. 114) leistet das verlängerte, in den Atemraum hineinragende Endopodit der 1. Maxille diesen Dienst. Bei den Decapoden funktionieren zuweilen die hintersten, selten die vordersten Peräopodien als Bürsten für die Kiemenkammern, und bei den Dec. reptantia sollen auch die nicht in Kiemen umgewandelten Epipodialanhänge der Peräopodien (Fig. 210) an der Kiemenreinigung sich beteiligen, indem sie bei den Beinbewegungen zwischen den Kiemen hin und her geschoben werden. Die Stomatopoden putzen mit dem 1. Thoracopod (Fig. 161) wie ihren ganzen Leib so auch die Kiemen.

b) Epipodialgebilde.

Von Epipoditen der Thoracopodien leiten wir ab:

1) solche Kiemen, die am Protopodit dieser Gliedmaßen oder in der Nähe ihrer Rumpfgelenke ansitzen. Deren finden sich bei den Phyllopoden (Fig. 136) und manchen Cladoceren (Fig. 138) je eine am distalen Teil des Protopodites; ebenfalls je eine am Coxale bei Leptostraca (Fig. 155), Stomatopoda (Fig. 161), vielen Amphipoda (Fig. 179) und am Coxale des Maxillipeds der Sympoda (Fig. 156), ferner bei Schizopoda (Fig. 173) und Dichelopoda (Fig. 175), wo sie aber (zuweilen bis auf den Grund) in 2 oder mehrere Aeste gespalten sein kann; je 2 Kiemen am Coxale haben die Anomostraca (Fig. 167) und manche Amphipoda (bei den Amphipoden hängen sie an den Epimeren oder Pleuren der Thoraxsegmente), und bis zu je 3 haben die Decapoda an den Thoracomeren, wo sie zum Teil ebenfalls auf die Pleurawand verlegt sind (Fig. 215, 216).

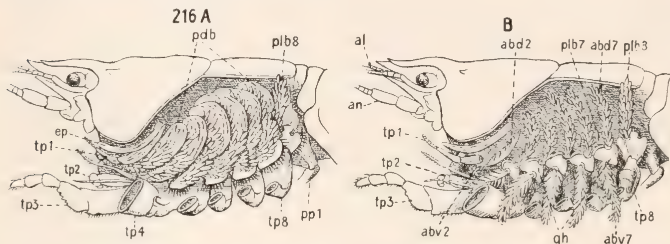


Fig. 216. Kiemen von **Potamobius**; der Kiemendeckel ist entfernt; in Fig. A sieht man die Kiemen in natürlicher Lage, in Fig. B sind die Podobranchien abgeschnitten und die ventralen Arthrobranchien heruntergeschlagen (nach Huxley). *abd* dorsale (hintere) Arthrobranchien, *abv* ventrale (vordere) Arthrobranchien, *al* Antennula, *an* Antenne, *ep* Epipodit der 2. Maxille, *gh* Gelenkhäute der Rumpfgelenke der Thoracopodien, *pdb* Podobranchien des 2.—7. Thoracopods, *plb* Pleurobranchien, *pp 1* 1. Pleopod, *tp* Thoracopodien. Die Ziffern *1*, *2* etc. zeigen das Thoracomer an, zu dem die Kieme oder Gliedmaße gehört.

2) Anhänge am Lateralteile der Protopodite, die verschiedene, nicht immer erkennbare Funktionen haben und als Epipodialanhänge oder Epipodite s. str. bezeichnet werden. Solcher Anhänge haben die Phyllopoda anostraca 1 oder 2 proximal von der Kieme (Fig. 136), die Schizopoda und Anisopoda einen am Coxale des Maxillipeds (Ventilator, Fig. 158, 160) und ebenso die Sympoda (Atemrohr, Fig. 156); ferner findet sich bei manchen Schizopoda, Dichelopoda und Decapoda am distalen Teil des Coxale, zuweilen auch an der dort ansitzenden Kieme ein Anhang, der verschiedene Form hat und oft mit Haarborsten versehen ist (Fig. 162, 164, 173). Bei den Decapoden dient er, wie bemerkt, zuweilen als Kiemenbürste, und bei vielen Eucyphidea hat er die Form eines Stäbchens (Fig. 165), dessen hakiges Ende um Coxalborsten des folgenden Beines greift und dadurch die Beine der gleichen Körperseite in ähnlicher Weise verkoppelt, wie ein Pleopod durch die Retinacula mit dem der Gegenseite verkoppelt wird.

3) Brutplatten (Oostegite), d. h. muldenförmige Lamellen, die bei den Weibchen der Anisopoda, Isopoda, Amphipoda, Schizopoda (und Sympoda) an der Ventralseite des Thorax einen Raum umschließen, in dem die Embryonen sich entwickeln (Fig. 15, 20, 23, 25, 173, 179, 218).

Die Auffassung der genannten Organe als Derivate von Epipoditen, d. h. als Auswüchse am lateralen Teil der Protopodite der Thoracopodien, bedarf einer Begründung nur für die Brutplatten, die an der Medialseite sitzen (und daher eher als Endite zu deuten wären), und für diejenigen Kiemen, die überhaupt nicht an der Gliedmaße, sondern am Rumpfe hangen.

Den epipodialen Ursprung der Brutplatten folgern wir aus ihrer ontogenetischen Wanderung von der Lateral- nach der Medialseite des Coxale, die bei Mysididen beobachtet wurde (Claus 1885). Daß aber die Pleurobranchien der Amphipoden und Decapoden während der Ontogenese vom Coxale auf den Rumpf wandern, ist nicht unzweideutig beobachtet; die Knospen dieser und der anderen Kiemen entstehen vielmehr am definitiven Platz (Fig. 217), der allerdings zuweilen (Peneus) bei den Larven eher einem proximal vom Coxale gelegenen Teil des Protopodites als einem Teil der Rumpfwand zuzugehören scheint. Wenn es indessen kein bloßer Zufall ist, daß die Kiemen der Decapoden sich in drei, distal-proximal geordneten Knospen anlegen, und daß die Phyllopoden ebenfalls drei ebenso geordnete Epipodite haben, so ließen sich diese Organe in beiden Gruppen für homolog halten und ferner annehmen, daß der proximale Abschnitt des Protopodites der Phyllopoden bei den Malacostraken in den Rumpf aufgenommen wurde und seine beiden Epipodite dabei meistens verlor, bei den Decapoden aber zu Kiemen (Arthro- und Pleurobranchien) ausbildete. Noch weiter ging die Reduktion des Protopodites bei den Amphipoden: hier wurde auch das Coxale und seine Epipoditkieme mit dem Rumpfe vereinigt. Danach würden die oben aufgeführten Epipoditgebilde der Crustaceen Derivate eines Coxalepipodites sein (das sich bei den meisten Malacostraken in zwei oder mehrere Blätter gespalten hätte), und nur die Phyllopoda anostraca und die Decapoden hätten außerdem noch Epipodite, die einem proximaleren Abschnitte des Protopodites (Procoxale) angehören oder angehörten. Es ist aber

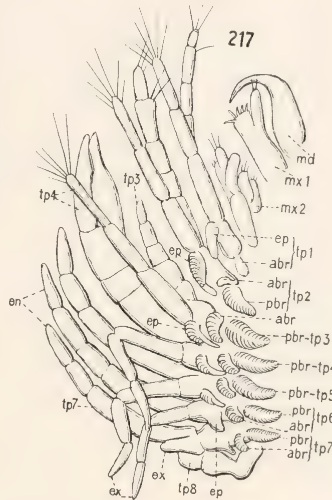


Fig. 217. **Calliaxis**, ältere Larve der Mysis-Periode, Kiemen und Gliedmaßen des Cephalothorax (nach Claus). *abr* Arthrobranchien, *en* Endopodite, *ep* Epipodite, zum Teil mit Podobranchie, *ex* Exopodite, *md* Mandibel, *mx* Maxille, *pbr* Pleurobranchien, *tp* Thoracopodien.

zu bemerken, daß die Auffassung aller Thoracopodien-Kiemen und verwandter Anhänge als Epipodite und mehr noch ihre spezielle Homologisierung untereinander schon darum unsicher bleibt, weil — wie die Pleopodien-Kiemen der Stomatopoden, ja selbst die Kiemenlamellen am Thorax von Cylindroleberis und die Kiemenbäumchen an den Schildepimeren von Birgus zeigen — Kiemen von ganz ähnlicher Struktur an morphologisch ganz differenten Körperstellen hervorwachsen können.

Phyllopoda (Claus 1873, 1886). Fig. 136, 137, 146. Eine eigentliche Kieme ist das distale (bei Ph. conchostraca und notostraca einzige) Epipodit der Rumpfbeine; ob die 1 oder 2 proximalen Epipodite der Ph. anostraca als Kiemen funktionieren, ist zweifelhaft.

Cladocera (Weismann 1874, Claus 1876 b, 1877 a, Hérouard 1906, Fiedler 1908). Fig. 138, 147, 149, 229. Besondere Kiemen haben nur die Ctenopoda und Daphnidae: das Epipodit an allen oder einigen Thoracopodien. Sonst respiriert die ganze Körperoberfläche und der Darm, der vielleicht nicht weniger Respirationsorgan als Verdauungsorgan ist.

Ostracoda (Claus 1891 a, 1895 b, Müller 1894). Respirationsmembran ist der zarthäutige mediale Teil der Innenwand der Schale vom sogenannten Innenrande ab. Besondere Kiemen hat Cylindroleberis (und einzelne Cypridina-Arten): auf dem Rücken des Thorax jederseits 7 übereinanderliegende Blättchen; in diesen Blättchen und zwischen den Schalenwänden scheinen die Bindegewebemaschen regelmäßig angeordnet zu sein und Blutlakunen herzustellen.

Cirripedia (Berndt 1903, 1907, Gruvel 1905). Respirationsmembran ist hauptsächlich die zarte Innenwand des Mantels; zur Vergrößerung ihrer Oberfläche bildet sie jederseits eine Falte (wie für die Frena ovigera der Pedunculaten), die sich in reichliche Nebenfalten auflösen und so eine Kieme herstellen kann; solch ein (bisweilen asymmetrisches) Kiemenpaar hat auch Alcippe, nicht aber Cryptophialus, dessen Atemorgane vielmehr ein Epistomzapfen und 2 dorsale Schläuche am Thorax sind; die Bewegungen der Schläuche erneuern auch für die Eier im Mantelraum das Atemwasser. Bei manchen Pedunculata könnten auch die dünnen Schläuche am Grunde der Cirrenbeine (dagegen kaum die Borsten am Deckel der Operculata) als Vermittler der Atmung funktionieren.

Branchiura (Claus 1875 b, Grobben 1908). Atemfelder sind jederseits 2 scharf umschriebene Bezirke an der Ventralwand des Schildes.

Copepoda (Heider 1879, Hartog 1888, Wolf 1905). Als Respirationsmembran wird im besondern angesehen bei Cyclops die Cuticula des 1. freien Thoraxsegmentes und des Enddarms, und bei manchen Parasiten (Lernanthropus) die der in Lappen umgewandelten Gliedmaßen. Vielleicht dienen den Gymnoplea Exopodit und Epipodite der 1. Maxille als Ventilatoren.

Leptostraca (Claus 1888). Fig. 155. Respiration durch die zarte Innenwand der Schale und die dünnen Wände der Exopodite und Epipodite der Thoracopodien; in diesen wie in der Schale Hauptkanäle, verbunden durch ein reiches Netz von Neben- und Kapillarkanälen; in den Exo- und Epipoditen strömt das Blut in jederseits einem Randkanal distad und in einem Mittelkanal proximad.

Anisopoda (Delage 1881, Claus 1884b, 1887b, Blanc 1884). Fig. 160. Die Epimere des Cephalothorax sind ventrad und mediad umgebogen und überdachen jederseits eine kleine Atemkammer; die Respiration findet durch ihre Innenwand statt; das jederseits in die Atemkammer hineinragende Epipodit des Maxillipeden funktioniert als Ventilator (und ? als Kieme). Eine besondere Atemfunktion der Pleopodien ist nicht erwiesen. Brutplatten trägt das 3.—6. oder nur das 6. Thoracopod; am 2. findet sich zuweilen eine rudimentäre.

Isopoda (Huet 1883, Leichmann 1891, Hansen 1895, Kimus 1898, Stoller 1899, Milne Edwards & Bouvier 1902, Bepler 1909). Atemorgane sind die blattförmigen Aeste der Pleopodien, hauptsächlich die Endopodite, nur bei Anuropus auch die Uropodien. Bei den Flabellifera und Valvifera ist die respiratorische Funktion mit der lokomotorischen noch verbunden, bei den Asellota und Oniscoidea (auch Epicarida) überwiegt sie durchaus. Zugleich ist bei den Asellidae das 3. Paar, bei den übrigen Asellota das 1. und 2. (♂) oder nur das 1. (♀) Paar, und bei den Valvifera das Uropod in einen Schutzdeckel für die Kiemenblätter der respirierenden Pleopodien umgewandelt (Fig. 199, 200), und bei den Oniscoidea werden diese durch das Sekret von Drüsen feucht gehalten, die am Grunde der Pleopodien liegen. In den Exopoditen vieler Oniscoidea finden sich die sogenannten weißen Körper, d. h. eine Masse von reich verzweigten lufthaltigen Röhren, die am lateralen Exopoditrande aus einem gemeinsamen Stamme hervorgehen; sie gelten für die spezifischen Atemorgane der Landisopoden und als Analoga der Tracheen; doch wird ihre Beteiligung an der Atmung bestritten. Die Oniscoidea sollen auch durch den Enddarm atmen. — Die Brutplatten, die entweder schon bei jungen ♀ hervortreten und allmählich größer werden, oder sich zwischen Cuticula und Hypodermis schieben und erst bei der Reifehäutung frei werden, finden sich meist zu 4—5 Paaren an Thoraxsegment 2—8; doch können sie auch auf 1—3 Paare reduziert sein (Arcturidae) oder ganz fehlen (Gnathiidae, manche Sphäromidae). Als akzessorische Brutplatte wird das Epipodit des Maxillipeden bezeichnet (s. o. S. 57); bei Cirolanidae bewirkt es caudorostrade Durchspülung des Brutraumes.

Amphipoda (Mayer 1882, Della Valle 1893). Fig. 179. Die rundlichen, meist flachen, zuweilen mit Querreihen von Nebenlamellen besetzten Kiemen sitzen in der Zahl von 2—6 Paaren an den mittleren Thoraxsegmenten, meistens vom 3., seltener erst vom 4. oder 5. Segment an; bei den Cyamidae und den meisten Caprellidae sind sie auf das 4. und 5. Segment beschränkt (Fig. 20, 22); bisweilen sitzen 2 Kiemenblättchen nebeneinander (Gammaracanthus, Hyale, Cyamidae), eine Verdopplung, die bei den ♂ einiger Cyamidae dadurch zustande kommt, daß die Brutplatten der ♀ bei ihnen nicht unterdrückt, sondern in Kiemen verwandelt sind. Der Blutstrom geht ringsum dem Kiemenrande entlang (vom Hinter- zum Vorderrande), aber überall durch die Mitte laufen unregelmäßige Ströme. Bei den Gammaroidea wird auch den Thorax- und Pleon-Epimeren respiratorische Funktion zugesprochen. — Die Brutplatten der ♀ (länglich, zuweilen schmal, kurz gestielt, bei den Gammaroidea und auch Caprellidae am Rande beborstet) sitzen meistens an Thoracomer 3—6, bei Laemodipoda (Fig. 20) nur an 4 und 5.

Anomostraca (Smith 1909). Am Coxale des 1.—7. Thoracopods sitzen jederseits 2 blattförmige Kiemen (Fig. 26, 167); die geißelförmigen Exopodite dienen als Ventilatoren.

Sympoda (Sars 1899—1900). Fig. 156. Der Rückenschild überdeckt mit seinen Epimeren jederseits eine Atemkammer; ob die Innenwand respiriert, ist unbekannt. Der eigentümliche Respirationsapparat wird von dem Coxalepipodit des 1. Thoracopods (1. Maxillipeden) hergestellt. Das Epipodit besteht aus zwei großen Lappen. Der proximale blatt- oder muldenförmige caudade Lappen ragt in die Atemkammer hinein; er ist zugleich Ventilator und Respirationsorgan; seine anterodorsale Fläche trägt einen (zuweilen spiraligen) Kamm von Kiemenlamellen und Schläuchen, beim ♂ oft zahlreicher und größer als beim ♀. Der distale rostrade Lappen bildet mit dem der Gegenseite ein Rohr. — Die Morphologie der Brutplatten an den mittleren Thoraxsegmenten steht nicht fest.

Schizopoda (Sars 1885a, Hansen 1910). Fig. 173, 186, 218. Die Respirationsmembran der Mysididae ist die sehr zarte Cuticula der Medialwand der Epimere des Rückenschildes; als Ventilator für die von ihr überdachte Atemkammer agiert das Exopodit der 2. Maxille, besonders aber das Epipodit des Maxillipeds. Dieses ventiliert auch bei den Lophogastridae und Eucopiidae die Epipodialkiemen, die am 2.—8. Thoracopod an der Grenze zwischen Coxale und Rumpfsegment sitzen. Diese Kiemen

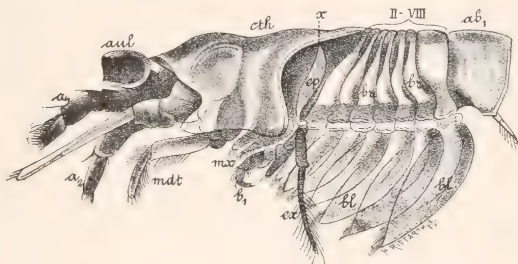


Fig. 218. **Boreomysis scyphops** ♀ (nach Sars). Die freien Teile des Rückenschildes sind in der Linie *x* abgeschnitten, um die darunter liegenden Thoraxsegmente II—VIII mit ihren zartwandigen Querwülsten (*br*) zu zeigen. a_1 Antennula, a_2 Antenne, ab_1 1. Pleonsegment, *aul* becherförmiger Augenlappen (ohne Sehapparat), b_1 Thoracopod 1 (Maxilliped) mit Exopodit (*ex*) und Epipodit (*ep*), das in die aufgedeckte Atemkammer hineinragt, *bl* Brutblätter der (abgeschnittenen) Thoracopodien 2—8, *cth* Cephalothorax, *mx* Maxille, *mdt* Mandibelpalpus.

sind zweireihig mit gelappten Zweigen besetzte Aeste, die bis zu vieren aus einer Wurzel hervorgehen; etwas distal davon sitzt ein kleiner beborsteter, nicht in eine Kieme verwandelter Epipodialanhang. Die respiratorische Funktion des S. 67 erwähnten Anhangs an den Pleopodien mancher Mysididae (Fig. 186) ist nicht erwiesen. — Das 2.—8., bei vielen Mysididae nur das 6.—8. oder 7.—8. Thoracopod der ♀ trägt am Coxale eine Brutplatte (Fig. 23).

Dichelopoda (Sars 1885a). Fig. 175, 219. Die Atemfunktion des Schildes ist nicht untersucht. Epipodialkiemen sitzen am Coxale aller 8 Thoracopodien, doch ist die des 1. Paares klein, nicht verästelt, öfters fehlend; die der folgenden Paare sind der Reihe nach größer und reicher verästelt. Die kurzstämmigen Bäumchen bestehen aus einem bis vielen Aesten, die mit Schläuchen fiederartig besetzt sind; am

Stamme mancher Kiemen findet sich bei Euphausia ein kleiner beborsteter Anhang. Besondere Ventilatoren existieren nicht, auch nicht Brutplatten.

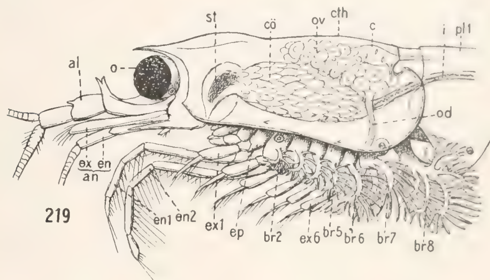


Fig. 219. **Euphausia pellucida** ♀ (nach Sars). *al* Antennule, *an* Antenne, *br 2, 3* etc. Kiemen von Thoracopod 2, 3 etc., *c* Herz, *cö* Mitteldarmcoeca, *cth* Cephalothorax, *en 1, 2* Endopdit von Thoracopod 1, 2, *ep* Epipodit, *ex 1, 2 etc.* Exopodit von Thoracopod 1, 2 etc., *i* Darm, *o* Stielauge, *od* Ovidukt, *ov* Ovar, *pl 1* 1. Pleonsegment, *st* Magen.

Decapoda (Jobert 1876, Huxley 1878, Semper 1878, Claus 1885, Garstang 1879, Bohn 1903, Pearson 1908). Fig. 162—165, 207—210, 215—217. Hier erreichen die Epipodialkiemen des Thorax die größte Zahl und reichste Ausbildung. Außer der (wie bei den übrigen Malacostraca) am Coxale der Thoracopodien sitzenden Kieme (Podobranchie) und einem daneben befindlichen und bisweilen mit der Kieme vereinigten Epipodialanhang (Mastigobranchie), hängt eine zweite (nicht selten verdoppelte) Kieme (Arthrobranchie) am Rumpfgelenk des Coxale,

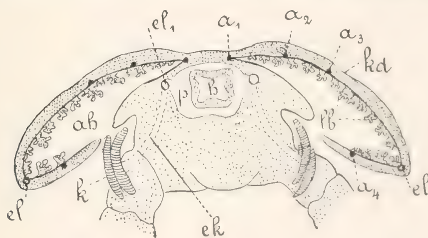


Fig. 220. **Birgus latro.** Schematischer Querschnitt durch die Herzgegend (nach Semper). *a 1, 2 etc.* vom Herzen zuleitende Lungen- oder Schalengefäße, *ah* Atemkammer, *ek* zum Herzen ableitender Kiemenblutkanal, *el* zum Herzen ableitende Lungenblutkanäle, *h* Herz, *k* Kiemen, *kd* Kiemen-(Lungen-)Deckel, *lb* Lungenbüschel, *p* Pericard.

und eine dritte (Pleurobranchie) an der Pleuralwand des zugehörigen Thoracomers. Die Epipodialanhänge fehlen an den Maxillipeden selten, häufiger an den Peräopodien und immer am 8. Thoracopod. Die Kiemen, die nach ihrem Bau als Phyllobranchien (Schaft mit 2 Längsreihen von Lamellen; sehr verbreitet) und Trichobranchien (Schaft mit Schläuchen oder Fäden an mehr als 2 Seiten: Astacidae, Loricata) unterschieden

werden, sind nie an allen Thoracomeren vollzählig, und ihre auch innerhalb derselben Familie wechselnde Zahl und Verteilung ist ein für die Systematik (weniger für die Morphologie) wertvolles Merkmal, das man durch die sogenannte Kiemenformel ausdrückt. Ueber die Respirationsorgane solcher Anomuren und Brachyuren, die längere Zeit oder (abgesehen von der Laichzeit) sogar beständig am Lande leben, fehlen neuere Untersuchungen; es scheint indessen, daß manche Arten mit ihren gewöhnlichen Kiemen, so lange sie feucht sind, den Sauerstoff direkt aus der Luft aufnehmen können. Bei Birgus latro aber hat sich (unter starker Verkümmerung der gewöhnlichen Kiemen) für die Luftatmung ein Organ besonders ausgebildet, das in der Atmung adulter Decapoden nur eine Nebenrolle zu spielen pflegt, nämlich die mediale Wand der Branchiostegite: diese ist in zahlreiche Kiemen- oder, wenn man will, Lungenbäumchen ausgewuchert, die mit einer sehr zarten Cuticula versehen und mit einem Netz von Blutlakunen erfüllt sind.

Stomatopoda (Giesbrecht 1910). Fig. 27, 161, 170, 171, 184. Sowohl die 5 (bisweilen nur 4) vorderen Thoracopodien (Maxillipeden), als auch die 5 Pleopodien tragen Kiemen. Jene sind runde Blättchen, die mit einem kurzen Stiel am Coxale sitzen und eigene Bewegungen ausführen; diese sind Bäumchen, bestehend aus einem Stamm mit nur einer Reihe von Aesten, die wiederum je eine Reihe von Schläuchen tragen; jedes Exopodit trägt ein Bäumchen am medialen Rande.

II. Integument.

Das Integument besteht aus zwei Schichten: der chitinigen Cuticula und dem darunterliegenden Körperepithel (Hypodermis, Matrix, chitinogenes Epithel): die Cuticula ist, wie bei den Annulaten und allen übrigen Arthropoden, ein Produkt des Epithels. Auf die strittige Art der Entstehung der Cuticula aus der Hypodermis (Sekretion? Erhärtung distaler Zellteile?) und auf ihre Struktur kann hier nicht eingegangen werden; nur sei bemerkt, daß die Cuticula eine meist zur Fläche parallele Schichtung erkennen läßt und von zahlreichen (auch verzweigten) Poren durchsetzt zu sein pflegt; durch die Poren münden entweder Hautdrüsen aus, oder es treten durch sie Hypodermisfortsätze, Nervenzweige oder Blut in das Innere der über den Poren ansitzenden Cuticularanhänge ein. Auch auf die unbeweglichen oder gelenkig angefügten Cuticularanhänge, im allgemeinen als Borsten bezeichnet, die in unendlich variierter Gestalt als Hilfsorgane beim Schwimmen, Kriechen, Fressen, Angreifen, Säubern, Tasten, Maskieren und vielen anderen Lebensäußerungen dienen, sei hier nur verwiesen.

Die Cuticula bekleidet die ganze Außenfläche des Körpers. Sie funktioniert daher als Schutzorgan, als Respirationsorgan, sie überträgt Nervenreize, kurz versieht die Funktionen, die der Haut als Vermittlerin zwischen dem von ihr bekleideten Organismus und der Umwelt auch bei anderen Tieren zufallen. Außerdem aber bildet sie, wie bei allen Arthropoden, das Skelett, welches daher der Hauptsache nach ein Exoskelett ist. Aber als spezifisches Produkt des ektodermalen Körperepithels begleitet die chitinige Cuticula auch die Einwucherungen und Einstülpungen des Epithels ins Körperinnere und erscheint daher hier teils als Endoskelett, teils als Intima der Ein- und Ausgänge von Darm, Drüsen etc.

Das Exoskelett besteht aus gepanzerten Hartteilen und den sie verbindenden biegsamen Häuten, ein Unterschied, der bei zarten Krebsen nicht auffällig, meistens aber stark ausgeprägt ist. Die Härte und Steifheit der Panzerstücke ist hauptsächlich die Folge der Einlagerung von Kalkkarbonaten und Kalkphosphaten (nicht immer mikroskopisch sichtbar), wodurch manche Skeletteile, wie der Rückenschild der Decapoda brachyura, die Schale der Ostracoda, das Gehäuse der Cirripedia thoracica etc. steinhart werden können.

Oft ist die Panzerung eines Segmentes oder Gliedes kontinuierlich, nicht selten aber auch von häutigen Streifen unterbrochen (die eine geringe Beweglichkeit der Panzerstücke gegeneinander erlauben und stark verkalkten Panzern einen Teil ihrer Elastizität zurückgeben können), so wie andrerseits auch in den häutigen Teilen der Cuticula Panzerinseln auftreten können.

Die Grundform aller Hartteile des Skeletts ist das Rohr. Sowohl die Segmente des Körperstammes, wie die Glieder der Gliedmaßen sind von solchen Skelettrohren bekleidet, die freilich durch Aenderungen in den Verhältnissen ihrer Durchmesser die Form von Reifen, Platten etc. annehmen können.

An den häutigen Verbindungen zwischen diesen Skelettrohren sind Gelenke in sehr verschiedenem Grade ausgebildet. Als primitivste Gelenkform kann man die Verbindung zweier harter Skelettrohre durch eine ringsum gleich breite Haut ansehen; sie erlaubt zwar eine allseitige Beugung der beiden Hartteile gegeneinander, ist aber unzulänglich, sobald die Bewegungen schärfer bestimmte Ziele haben oder stärkere Widerstände überwinden sollen. Hierfür ist die Ausbildung von Angeln erforderlich, durch die die Drehungsachse festgelegt wird. Die einfachsten Gelenkangeln entstehen dadurch, daß von den einander zugekehrten harten Gelenkrändern der beiden artikulierenden Skelettrohre, und zwar von zwei einander zugekehrten Punkten aus, Fortsätze der Panzerung in die Gelenkhaut einwachsen, die einander fast bis zur Berührung nahe kommen, so daß hier die Gelenkhaut verkürzt wird und nur geringe Verschiebungen erlaubt. Das kann an einer Stelle des Gelenkes oder an zwei diametralen Stellen geschehen (ein- und zweianglige Gelenke), und die Enden der einander zugekehrten Panzerfortsätze können verdickt sein und Vorsprünge haben, die ineinander eingreifen, z. B. der eine einen Knopf, der andere eine Pfanne bilden. Am vollkommensten ausgebildet sind solche Einrichtungen an dem bei Crustaceen sehr häufigen Scharniergelenk (Fig. 224—227). Die zwei diametralen Gelenkangeln dieser Gelenkform erlauben Drehungen zwar nur in einer Ebene, aber durch den Bau dieser Angeln, und oft auch durch Vorsprünge an der Außenfläche des Gelenkes wird der Gang der Drehungen gesichert und ein Ausweichen aus der Drehungsebene sowie eine zu starke Anspannung der Gelenkhaut unmöglich gemacht. Der Nachteil des Scharniergelenkes: die Beschränkung der Bewegungen auf nur eine Ebene, wird, wenn nötig (Gehbeine, Putzbeine), dadurch kompensiert, daß die Bewegungsebenen der einzelnen Gelenke einer Gliedmaße verschieden orientiert sind, derart, daß das Endglied durch Kombination aller Ebenen einen weiten Verkehrsraum sicher beherrscht. Sobald aber Sicherheit der Bewegungen mit mehr als einer Drehungsachse in ein und demselben Gelenk verbunden sein soll,

entwickeln sich Gelenkformen, wie besonders das einanglige Gelenk mit zentraler Angel (die Angel entsteht, indem eine die beiden Gelenkrahmen und die Gelenkhaut durchziehende Längsfalte des Integumentes sich ins Innere des Gelenkes vorstülpt) und die komplizierten Gelenke, bei denen 3 Glieder beteiligt sind, von denen das mittlere lediglich die Funktion hat, dem distalen (etwa als Steuerruder dienenden) Gliede zu ermöglichen, gegen das proximale die mannigfaltigsten Bewegungen und sogar Drehungen um die Längsachse auszuführen (cf. Langer 1860, List 1895 a, b).

Wenn zwei artikulierende Segmente oder Glieder gegeneinander flektiert werden, so faltet sich an der flektierten Seite die Gelenkhaut einwärts, die Ränder der beiden Skelettrohre nähern sich einander an dieser Seite, und schließlich schiebt sich der Rand des einen Rohrs über den des andern, bis die eingefaltete Gelenkhaut wieder gespannt ist; in primitiven Gelenken ohne Angeln kann sogar durch allseitigen Muskelzug das eine Rohrende ringsum in das andere versenkt werden. Es ist nun allgemeine Regel, daß bei Flexionen des Körperstammes der Hinterrand jedes Segmentes sich über den Vorderrand des caudad folgenden schiebt (eine seltene Ausnahme ist das 2. Thoracomer der Amphipoda), und daß bei Flexionen der Gliedmaßen das distale von zwei artikulierenden Gliedern sich mit seinem proximalen Rande in den distalen Rand des proximalen Gliedes einsenkt.

Ein Endoskelett findet sich in allen Ordnungen; es ist im ganzen bei größeren und derb gebauten Arten reicher ausgebildet, aber z. B. auch bei Ostracoden (Müller 1894, Daday 1895) von kompliziertem Bau. Seine cuticularen Bestandteile (die durch Beteiligung des Bindegewebes ergänzt und vervollständigt werden) sind entweder einzelne, ins Innere von Körperstamm und Gliedmaßen hineinragende Chitinpfeiler und -lamellen, die man Apodeme nennt und die die Produkte eingewucherter Hypodermzapfen sind, oder es sind Kombinationen solcher Apodeme, sogenannte Endophragmen, die besonders im Ventralteile des hinteren Kopfes und des Thorax ausgebildet sind (Fig. 222). Sie dienen hauptsächlich dazu, die Insertionsflächen für die Muskeln zu vergrößern; die terminalen, am Ende nicht selten zerfaserten Stücke der Apodeme funktionieren als Sehnen und sind oft von inserierenden Muskelfasern ringsum bedeckt; die als Sehnen funktionierenden Apodeme sind an ihrer Basis mit der äußeren Cuticula zuweilen durch eine biegsame Haut verbunden, so daß sie gegen die Cuticula beweglich sind (z. B. am Adductor des Scheren-Dactylus der Decapoden, Fig. 226, 227). Außerdem schützen und stützen die Endophragmen mit ihren Platten, Brücken und durchbrochenen Wänden innere Organe (Bauchmark) besser, als dies durch bloßes Bindegewebe geschehen könnte. Bei den Decapoden bauen sich die Endophragmen aus jederseits zwei ventralen Längsreihen von metamerisch angeordneten Apodemen auf, deren innere Enden sich zu transversalen und longitudinalen Bögen verlöten.

Da die den ganzen Körper bekleidende Cuticula nicht dehnbar ist, besonders nicht an den verkalten Stellen, kann der Körper an Volumen nicht zunehmen, solange er in der Cuticula steckt. Um zu wachsen, müssen die Krebse daher diese Hülle sprengen und die sogenannte Spolie abwerfen. Diesem Prozeß der Häutung (Ekdysis),

der zu regelmäßigen Terminen, bei jungen Tieren häufiger als bei alten, eintritt, geht die Produktion einer neuen Cuticula unter der alten voraus. Nach der Häutung dehnt sich die neue Cuticula aus, solange sie noch weich ist, und verkalkt sich: dann sind an ihr auch alle die Aenderungen der äußeren Gestalt hervorgetreten, die jede Häutung junger Tiere begleiten und die aufeinander folgenden Stadien der Metembryogenese kennzeichnen. Aus dem Vorteil einer möglichst raschen Verkalkung der neuen weichen Cuticula erklärt sich das Vorkommen der sogenannten Krebsaugen (Gastrolithe) bei den Astacidae (der aus dem Ei schlüpfende Potamobius hat sie bereits). Es sind Kalkreservoire, die in Form zweier Linsen in der Wand des Cardialmagens an der Chitinintima liegen, bald nach jeder Häutung entstehen und bis zur folgenden wachsen. Wenn bei der Häutung die Intima des Magens abgestoßen wird, fallen sie in die Magenhöhle und werden alsbald aufgelöst und verdaut: ihr Kalk dient zur sofortigen Erhärtung der für die Ernährung und Fortsetzung der Verkalkung wichtigsten Skeletteile (Kaumagenzähne, Mandibelladen, Scheren), nach deren Erhärtung die Krebse von der abgeworfenen Spolie zu fressen pflegen, um daraus den Kalk für das übrige Skelett zu gewinnen (WILLIAMS 1907).

Eine Erwähnung verdient die Art, wie die Borsten bei den Häutungen wachsen. Die neue Borste entsteht nämlich nicht innerhalb der alten, sondern in sogenannten Borstentaschen, die sich tief in den Körperteil, der die Borste trägt, einsenken (LEYDIG 1860, NOWIKOFF 1905a). Der Vorgang erhellt ohne Beschreibung aus nebenstehender Fig. 221.

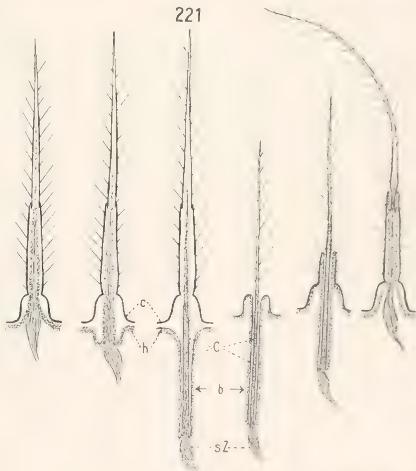


Fig. 221. Wachstum einer Rudersinnesborste bei den Häutungen (nach NOWIKOFF). *b* Borstentasche, *c* alte Cuticula, *C* neue Cuticula, *h* Hypodermis, *sz* Sinneszelle.

Die Häutungen beginnen schon während der Embryogenese; als erste wird die bei Leptostraken und Malacostraken beobachtete Bildung einer Cuticula des Blastoderms angesehen; häufig häutet sich der Embryo, nachdem er 3 Paar Gliedmaßen angelegt, also das Naupliusstadium erreicht hat. Bei manchen Crustaceen (Copepoden, den meisten Ostracoden) hören Häutungen und Wachstum nach erlangter Geschlechtsreife auf; viele andere häuten sich auch später weiter, öfters gerade in Verbindung mit der Fortpflanzung.

Im allgemeinen wird durch die Häutungen die ganze äußere Chitinhülle und außerdem das Endoskelett und die Intima des Vorder-

und Hinterdarms und der Ausgänge von Genitalorganen und Drüsen abgestoßen und neu gebildet. Nur ausnahmsweise bleibt bei den Häutungen ein Teil der Cuticula den Tieren erhalten. So schichten sich bei den Phyllopoda conchostraca die Cuticulae der äußeren Schalenwand untereinander auf (Fig. 2), und das Gehäuse der Cirripedien wächst ebenfalls an Dicke und Rauminhalt, ohne abgeworfen zu werden (Gruvell 1905, Bahls 1903). Ja es scheint, daß die Cuticula mancher Parasiten nach der Anheftung an den Wirt ausreichend dehnbar wird, um ihnen ein beträchtliches Wachstum ohne Häutungen zu ermöglichen.

Ueber Hautdrüsen cf. Kapitel VIII.

III. Muskulatur.

Ein zusammenhängender Hautmuskelschlauch, wie er im allgemeinen für die Würmer charakteristisch ist, und speziell auch noch bei den Annulaten vorkommt, fehlt den Crustaceen, wie den Arthropoden überhaupt. Die Ausbildung des cuticularen Hautüberzuges zu einem viel festeren Hautskelett oder Exoskelett ermöglicht eine größere Differenzierung und Lokalisierung der Muskulatur.

Die gesamten Muskeln lassen sich in folgende 4 Hauptgruppen teilen: 1) die eigentlichen Stammuskeln, die entweder die Segmente des Stammes gegeneinander bewegen oder sich mit beiden Enden an Teile des nämlichen Segmentes heften; 2) die Stammuskeln der Gliedmaßen, die die Gliedmaßen gegen den Stamm bewegen; 3) die Gliedmuskeln, die die Glieder gegeneinander bewegen; 4) die den inneren Organen eigentümlichen Muskeln.

Um ein Schema der Anordnung der Stammuskeln zu gewinnen, halten wir uns hier, wie bei anderen Organsystemen, an möglichst homonom segmentierte Abschnitte des Stammes und an die Ordnungen, die sich solche Abschnitte bewahrt haben, also an die mit Ruderbeinen ausgestatteten Abschnitte des Thorax und Pleon der Phyllopoda, Leptostraca, Dichelopoda, Decapoda natantia etc. Im einfachsten Fall (Branchipus, Claus 1886) finden wir dort zu beiden Seiten der Mediane, an der Dorsal- und Ventralseite, je 1, im ganzen also 4 Muskelbündel, die von Segment zu Segment ziehen, indem sie sich an die Vorderränder der Segmentpanzer anheften, und die also in segmentale Myomere gegliedert sind. Bei kräftigerer Ausbildung der Muskulatur spalten sich diese Muskelzüge in oberflächliche, dem Integument anliegende (oft fächerförmig angeordnete) und in tiefere Lagen (Fig. 224, 225). Hierbei verlieren die tiefer im Innern gelegenen Muskellagen die segmentale Gliederung, indem ihre Insertionen ein oder mehrere Segmente überspringen: doch kann an ihnen die Teilung in Myomere sich noch manifestieren, entweder indem sie an jedes Segment, das sie durchziehen, Bündel abgeben (Fig. 222), oder indem sie von bindegewebigen Septen durchquert werden, deren Lage den segmentalen Insertionen der oberflächlichen Muskelbänder entspricht.

Zu beiden Seiten dieser Stammuskeln im engeren Sinn steigen die Stammuskeln der Gliedmaßen dorsad auf und heften sich ihr proximales Ende an die lateralen Teile der Terga der Segmente. Es sind für jede Gliedmaße jederseits 2 Hauptbündel da, ein vorderes, das das Bein rostrad, und ein hinteres, das es kaudad

pendeln läßt; zuweilen sind auch geringere mediale und laterale Bündel da für die entsprechenden Bewegungen der Beine in der Transversalebene.

Diesem Schema der Stammuskulatur vindizieren wir nicht bloß orientierenden, sondern auch phylogenetischen Wert, indem wir das dorsale und ventrale Paar von Längsmuskelzügen für homolog den

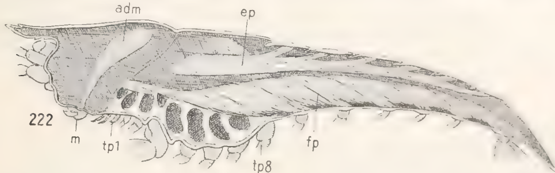


Fig. 222. **Potamobius,** Längsschnitt zur Darstellung der Hauptmuskeln (nach Huxley). *adm* Adductor der Mandibel, *ep* Extensor des Pleon, *fp* Flexor des Pleon, *m* Mandibel, *tp* Thoracopod.

ähnlich gelagerten 4 Massen von Längsmuskeln halten, die bei Polychäten vorkommen. Ob etwa die Stammuskeln der Gliedmaßen, deren Bündel ungefähr in Transversalebenen liegen, sich aus der Ringmuskulatur der Anneliden ableiten lassen, bleibe dahingestellt.

Wir müssen indessen hinzufügen, daß die Zurückführung der Stammmuskulatur auf das angegebene Schema im einzelnen Falle bisweilen sogar da Schwierigkeit macht, wo die Muskulatur einfach ist. Noch schwerer verständlich pflegt sie in Stammabschnitten mit Gliedmaßen von komplizierter Beweglichkeit, also im Kopf und Thorax, zu sein, und es ist nicht möglich, auf diese Verhältnisse hier einzugehen. Erwähnt sei nur, daß die Stammuskeln der Mandibeln die Eigentümlichkeit haben, ihre inneren Enden nicht an die Stammwand, sondern an eine mediane Sehnenplatte zu heften, und daß die Stammmuskeln der Antennulae verschieden von denen der anderen Kopfgliedmaßen angeordnet sind, was mit der oben (S. 34) vertretenen morphologischen Auffassung der Antennulae in Einklang ist.

Unter den (hinsichtlich ihrer Funktion meistens nicht untersuchten) Muskeln, die sich mit beiden Enden an die Wand des nämlichen Segmentes heften, nennen wir nur den Schließmuskel, der die beiden Klappen der Schale von Phyllopoda conchostraca, Ostracoda, Leptostraca (Fig. 223, 257 *ma*) und der Cirripediencypris gegeneinander bewegt. Er durchquert den Kopf zwischen Darm und Bauchmark in der Region der Maxillen und kann jederseits aus mehreren Bündeln bestehen, die sich in einer medianen Sehne vereinigen; er gehört zum Metamer der 1. Maxille, von dessen Ganglion er innerviert wird (Claus 1888).

Die Anordnung der Gliedmuskeln (Musculi intrinseci der Gliedmaßen) hängt hauptsächlich von der Form der Gelenke ab. In dem einfachsten und zugleich sehr häufigen Fall des Scharniergelenkes pflegt ein Flexor (Adductor) und ein Extensor (Abductor) da zu sein (Fig. 227), von denen einer fehlen oder auch durch mehrere Muskeln mit gemeinsamer Apodemsehne ersetzt sein kann. Manchmal (z. B. in den Schwimmbeinen von Calanidae, im Antennulenschaft aller Amphipoda) fehlen Muskeln in Gliedern, deren beide Nachbarn mit Muskeln

versehen sind, so daß der morphologische Wert eines Gliedes nicht von dem Vorhandensein von Muskeln abhängig zu machen ist.

Zu einer vergleichenden Myologie der Crustaceen fehlen noch die Vorarbeiten. Zwar wurde die Muskulatur von Vertretern mehrerer Gruppen eingehend dargestellt (von neueren Arbeiten vgl. Claus 1886, Branchipus; Nowikoff 1905a, Limnadia; Cunnington 1903, Simocephalus; Müller 1894, Claus 1895d, Daday 1895, Ostracoda; Giesbrecht 1899, Asterocheridae; Nussbaum 1890, Lepadidae; Claus 1888, Leptostraca; Claus

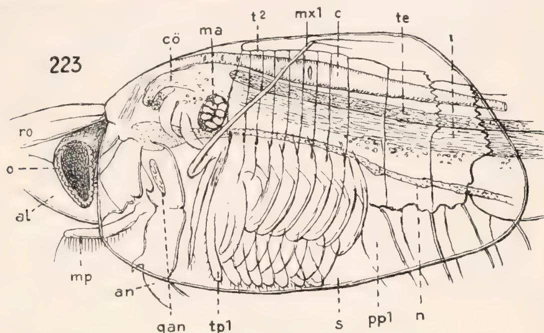


Fig. 223. **Nebalia** ♂, Vorderteil (nach Claus). *al* Antennula, *an* Antenne, *c* Herz, *cö* Darmcoccum, *gan* Antennenniere, *i* Darm, *ma* Schalenschließmuskel, *mp* Mandibelpalpus, *mx 1* Endopodit der 1. Maxille, *n* Bauchmark, *o* Auge, *pp 1* 1. Pleopod, *ro* Rostrum, *s* Schale, *t 2* 2. Thoraxsegment, *te* Testis, *tp 1* 1. Thoracopod.

1887b, Apseudes; Mayer 1882, Della Valle 1893, Vester 1900, Amphipoda; Parker & Rich 1893, Palinurus; Rosenstadt 1896a, Lucifer, etc.); aber diese Darstellungen sind fast durchweg deskriptiv, öfters absichtlich unvollständig gehalten, und für nicht wenige Gruppen fehlt es an zuverlässigen Daten ganz.

Wir beschränken uns daher auf das vorher Gesagte und wollen nur noch an einem Beispiel das Prinzip erläutern, nach dem die Muskeln nicht nur bei Krebsen, sondern überhaupt bei allen Arthropoden angeordnet sind und ihre Funktion ausüben. Dabei sei an folgende Punkte erinnert (s. S. 77):

1) daß das passive Bewegungsorgan, das Skelett, aus rohrförmigen Hartteilen besteht,

2) daß diese Hartteile durch faltbare Häute verbunden sind,

3) daß an diesen Verbindungsstellen Gelenke zur Regelung der durch die Muskeln hervorgebrachten Bewegungen ausgebildet sind,

4) daß die Muskeln innerhalb der Skelettrohre liegen und an deren Innenfläche direkt oder durch Vermittelung von Sehnen angeheftet sind, mit jedem ihrer beiden Enden an eines der beiden gelenkig verbundenen Skelettrohre.

Um nun die Aktion der Muskeln auf das Skelett zu veranschaulichen, wählen wir das Pleon eines Malacostraken mit derbem Panzer, z. B. eines langschwänzigen Decapoden (Fig. 224, 225). Die Panzer der Pleonsegmente bilden hier Rohre mit gewölbten Terga und flacheren Sterna.

Die Tergalpanzer (*te*) sind durch kürzere Gelenkhäute (*pl.do*) derart verbunden, daß der Hinterrand jedes Tergums sich über den Vorderrand des folgenden schieben kann; um die Reibung zwischen dem Vorderrand der Terga und der sich darüber schiebenden Gelenkhaut zu mindern und für diese unschädlich zu machen, hat der Vorderrand der sonst rauhen Terga eine glatte Gelenkfacette (*fa*). Die Sternalpanzer (*st*) sind kürzer als die Tergalpanzer, die ventralen Gelenkhäute (*pl.ve*) daher länger als die dorsalen; die Sterna können sich nicht übereinander schieben, sondern sich mit ihren Vorder- und Hinterrändern nur nähern, wobei die Gelenkhäute dazwischen sich in Falten legen. Die dorsalen sowie die ventralen Gelenkhäute werden, wenn man sie nach beiden Seiten laterad verfolgt, immer kürzer bis zu beiderseits einem lateralen Punkte, wo sie ganz knapp sind und die Segmentpanzer zusammenstoßen. Diese beiden Punkte, die Gelenkangeln (*gi*), sind bei den meisten Macruren mit Gelenkknopf und -pfanne ausgestattet, und so ist ein festes Scharniergelenk hergestellt. Die Verbindungslinie der beiden zu einem Gelenk gehörigen Angeln ist die einzige Achse, um die die Segmente ihre Drehungen gegeneinander ausführen können; diese Drehungsachse liegt horizontal und transversal, und die Drehungen vollziehen sich daher in der Medianebene.

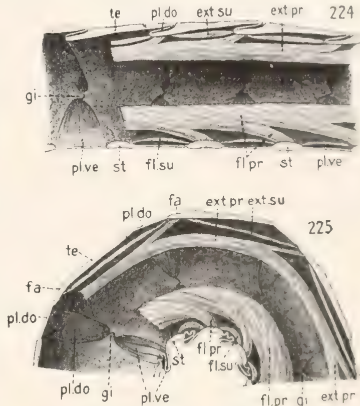


Fig. 224, 225. Halbiertes Pleon eines macruren **Decapoden** mit den dorsalen Streck- und ventralen Beugemuskeln, schematisch. In Fig. 224 ist das Pleon gestreckt, in 225 flektiert. *ext.pr, ext.su* tiefe und oberflächliche Extensoren, *fa* Gelenkfacette, *fl.pr, fl.su* tiefe und oberflächliche Flexoren, *gi* Gelenkangel, *pl.do, pl.ve* dorsale und ventrale Gelenkhäute, *st* Sternalpanzer, *te* Tergalpanzer.

Die Beschränkung der Bewegungsmöglichkeiten der Segmente auf eine einzige Ebene, die das Scharniergelenk mit sich bringt, ließe eine Muskulatur von ähnlicher Einfachheit erwarten, wie sie sich an den meisten Scharniergelenken zwischen den Gliedern der Gliedmaßen findet. In Wirklichkeit aber sind bei den meisten Malacostraken die dicken Muskelstränge, die das Pleon durchziehen, viel komplizierter, als ihrer einfachen Funktion zu entsprechen scheint, und bestehen aus vielen Bündeln von verschiedener Länge und Richtung, die zum Teil tauartig umeinander gewunden sind. Um ihre Wirkungsweise auf das Skelett zu erläutern, denken wir uns diese Muskelmassen auf ihre wesentlichen Bestandteile reduziert, und zwar an der Dorsal- wie an der Ventralseite bestehend aus jederseits einem oberflächlichen (*ext.su, fl.su*) und einem tieferen (*ext.pr, fl.pr*) Strange. Die 4 oberflächlichen Stränge sind in Myomere gegliedert und ziehen von Segment zu Segment (die vordersten Myomere heften sich an den Cephalothorax); die tieferen Stränge sind nicht gegliedert, geben aber an jedes Segment ein Bündel ab und heften sich mit ihren Vorderenden ziemlich weit vorn am Cephalothorax an,

die beiden dorsalen Stränge an seine dorsolaterale Wand, die beiden ventralen an die ventralen Endophragmen. Die übrigen Anheftungsstellen der dorsalen Muskeln liegen nahe am Vorderrande der Terga des Pleons. Wir können den Cephalothorax, in dem die Vorderenden der Pleonmuskeln inserieren, als den relativ festen Ort ansehen, gegen den hin die Bewegungen des Pleons stattfinden. Die Richtung dieser Bewegungen hängt davon ab, ob die sich kontrahierenden Muskeln dorsal oder ventral von den Drehungsachsen der Segmente liegen. Kontrahieren und verkürzen sich die dorsalen Stränge, so müssen sich die Segmentpanzer in ihren Angeln derart drehen, daß die tergalen Panzerränder sich einander nähern und übereinanderschieben; hierbei stoßen nun die Hinterränder sehr bald gegen eine Leiste, von der die tergale Gelenkfacette des je folgenden Segmentes hinten begrenzt wird, und zugleich spannen sich die sternalen Gelenkhäute; dadurch aber wird die dorsade Krümmung des Pleons schon gehemmt, wenn die Kontraktion der Dorsalmuskeln das Pleon erst bis zur Geradstreckung oder wenig darüber hinaus gebracht hat. Die dorsal von den Drehungsachsen liegenden Muskeln heißen daher M. extensores. (Bei anderen Malacostraken kann sich das Pleon dorsad über die Geradstreckung hinaus krümmen; aber die dorsade Krümmung ist immer viel schwächer als die ventrade.) Erschlaffen die Extensores, und verkürzen sich durch Kontraktion die ventral von den Achsen gelegenen Muskeln, so drehen sich die Segmente um ihre Angeln in der entgegengesetzten Richtung, bis sich die Vorder- und Hinterränder ihrer Sternalpanzer einander so weit genähert haben, wie es die ausgereckten tergalen Gelenkhäute (und die übereinander geschobenen Epimere) erlauben. Die dadurch bewirkte ventrade Krümmung des Pleons ist sehr stark, und die Segmente entfernen sich um so weiter aus ihrer ursprünglichen Lage, je weiter nach hinten sie liegen, weil jedes Segment sich sowohl um den Betrag seiner eigenen Drehung als um den aller vorhergehenden Segmente gegen den Cephalothorax flektiert, so daß die hintersten Segmente sich in einer um 180° gedrehten Lage unter den Cephalothorax legen. Die ventral von den Achsen liegenden Muskeln heißen daher M. flexores. Wird durch eine plötzliche Kontraktion aller Flexoren das Pleon unter den Cephalothorax geschnellt (und dabei der Schwanzfächer gespreizt), so wird der Krebs mit großer Geschwindigkeit rückwärts durchs Wasser getrieben.

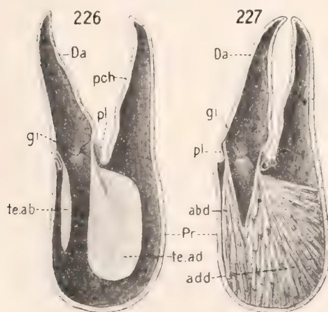


Fig. 226, 227. Halbierte Schere des 4. Thoracopods eines **Decapoden**; in 226 mit abduziertem, in 227 mit adduziertem Dactylus; in 226 sind die Muskelbündel entfernt, so daß man die Sehnen sieht. *abd* Musc. abductor, Oeffner, *add* Musc. adductor, Schließer der Schere, *Da* Dactylus, *gi* Gelenkangel, *pch* unbeweglicher Scherenhaken des Propus, *pl* Gelenkhaut, *Pr* Propus, *te.ab, te.ad* Sehnen des Oeffners und Schließers.

Ganz ähnlich, wenn auch einfacher, ist der Vorgang in den Scharniergelenken zwischen den Gliedern der Gliedmaßen, z. B. in dem Gelenk, in dem sich am Ende der Scherenbeine der Decapoden der Dactylus gegen den Fortsatz des Propus bewegt. Nebenstehende Abbildung zeigt in

Fig. 226 die Chitinsehnen von Muskeln entblößt, in Fig. 227 mit den Faserbündeln des Oeffners (Abductors) und den viel stärkeren des Schließers (Adductors) bedeckt; zwischen den beiden Punkten, wo die Sehnen am Panzer des Dactylus ansitzen, sieht man auf eine der beiden Angeln (*gi*); die andere liegt ihr gegenüber in der abgetragenen Gliedhälfte. Da der Winkel zwischen Muskelsehnen und Dactyluspanzer bei den Bewegungen des Dactylus seine Größe ändert, so erklärt sich, daß die Sehnen an den Gliedpanzer beweglich angefügt sind.

Die Muskeln des Stammes und der Gliedmaßen sind wie bei allen Arthropoden quergestreift; doch wird gelegentlich von solchen Muskeln (z. B. dem Schalenschließmuskel der Cypris von Poecilasma) angegeben, daß sie aus glatten Fasern bestehen. Die Muskelfibrillen scheinen sich nicht direkt am Chitin zu inserieren, sondern durch Vermittelung der Hypodermis (Grobben 1911).

Ueber die 4. Kategorie von Muskeln, der den inneren Organen eigentümlichen, s. in den Kapiteln über diese Organe.

Als Anhang zu den vorigen beiden Kapiteln wollen wir hier kurz die sogenannte Autotomie der Crustaceen besprechen. Man versteht darunter einen Reflexakt, durch den manche höhere Krebse Gliedmaßen oder Teile davon abwerfen können. Dabei brechen die Gliedmaßen an bestimmten Stellen, den präformierten Bruchstellen, glatt ab, und an diesen Stellen bestehen Einrichtungen, die nicht bloß ein leichtes und rasches Reißen der Cuticula ermöglichen, sondern auch vor Blutverlust schützen.

Autotomie wurde beobachtet: bei Isopoden (Mancasellus, Asellus, Oniscoidea; Ost 1906, Ellis 1907, Haseman 1907, Klintz 1907, Wege 1911) an der Antenne und den Peräopodien, bei Gammaroidea (Della Valle 1893) besonders an den Uropodien, aber auch an den hinteren und weniger häufig an den mittleren Peräopodien und Gnathopodien, bei Caprellidae (Mayer 1903) an den hinteren Peräopodien, bei Stomatopoden (Giesbrecht 1910) am 2. Thoracopod (Raubbein), am häufigsten aber an den Scheren und Gehbeinen der Decapoden (Andrews 1890, Fredericq 1892, Wirén 1896, Emmel 1910 u. A.).

Die präformierte Bruchstelle liegt fast überall zwischen zwei Gliedern: die der Antenne, der Thoracopodien und Uropodien der Arthostraken im Rumpfgelenk (das für die Thoracopodien das Coxo-Basale-Gelenk ist, s. oben S. 58, 59; die Antenne von Porcellio hat eine Bruchstelle zwischen dem 3. und 4. und die von Asellus zwischen dem 4. und 5. Gliede), die der Thoracopodien der Stomatopoden und Decapoden zwischen Basale und Ischium (wo auch die Beine der Dichelopoden leicht abbrechen); nur bei den Caprellidae liegt sie im proximalen Teil des Basale selber.

Das Gelenk an der Bruchstelle kann entweder als solches fortbestehen und durch Muskeln bewegt werden, oder es ist obliteriert (Scheren- und Gehbeine der Dec. brachyura, Scherenbeine der Dec. macrura), derart, daß von der Gelenkhaut zwischen den aneinander stoßenden Gliedrändern nur ein ganz feiner Hautstreifen übrig geblieben ist, der bei der Autotomie eben reißt. Die während der Ontogenese erfolgende Degeneration des Gelenkes und der vom Basale ins Ischium ziehenden Muskeln wurde am Scherenbein des amerikanischen Hummers beobachtet.

An den Beinen der Dec. brachyura ist der Mechanismus der Autotomie, entsprechend ihrem besonders raschen und leichten Verlauf, am vollkommensten ausgebildet. Hier hat sich ein Teil des Streckmuskels des Merus zu einem ausschließlich im Dienst der Autotomie funktionierenden Brechmuskel differenziert, der das Ischium dicht an der Bruchstelle von der dorsalen zur ventralen Gliedwand durchsetzt. Seine Kontraktion zieht den nur schwach verdickten Rand des Ischium zu einer Ellipse zusammen; da der dicke und starre Rand des Basale dem Zuge nicht folgen kann, so platzt die feine Haut zwischen beiden Gliedrändern, und das Ischium löst sich vom Basale ab.

Der Blutaustritt aus dem Gliedstumpf wird durch die Verschlußmembran verhindert, d. h. durch ein bindegewebiges Diaphragma, das in dem Gliedrande ausgespannt ist und, nur mit engen Löchern für Nerv und Blutgefäße versehen, die Gliedhöhle abschließt. Am Scherenbein des Hummers besorgen statt des Diaphragmas zwei Klappenventile den Verschluß.

IV. Verdauungsorgane.

Man unterscheidet am Verdauungstractus drei Abschnitte, die man nach ihrer Aehnlichkeit in Form und Funktion mit denen der Wirbeltiere als Schlund (Oesophagus), Magen und Darm (Intestinum) bezeichnet. Von dem an der Ventralseite des Kopfes gelegenen und von den Mundgliedmaßen umgebenen Munde steigt der Oesophagus dorsad auf, tritt zwischen den Schlundkommissuren hindurch und erweitert sich zu dem oft sackförmigen Magen; dieser geht hinten in den Darm über, der in fast immer gerader Richtung zu dem im Endsegment liegenden Anus verläuft. Nach derselben Aehnlichkeit nennt man den vom Epistom (Labrum) und Metastom (Labium) vorn und hinten eingefaßten Anfangsteil des Oesophagus: Mundhöhle (Atrium), seinen besonders stark mit Muskeln ausgestatteten Teil: Pharynx, und den Rest: Oesophagus s. str., den vorderen Teil des Magens: Cardiakammer, den hinteren: Pyloruskammer, den vorderen Teil des Darms: Dünndarm, und sein Endstück: Rectum. Die Grenzen zwischen Schlund, Magen und Darm sind oft verwischt; ihre Schärfe hängt davon ab, in welchem Grade der Magen erweitert ist und wie er in die engeren Teile des Darmkanals übergeht (Fig. 228–230).

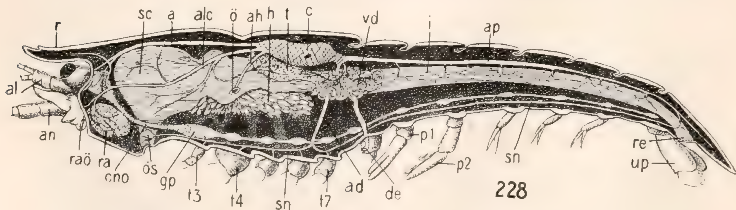


Fig. 228. **Potamobius (Flußkrebs)** ♂, rechte Hälfte (nach Huxley und Howes). *a* Aorta, *ad* Arteria descendens, *ah* Art. lat. viscerum, *alc* Art. lat. cephalica, *an* Antenne, *ap* Art. pleica, *c* Herz, *cno* Schlundconnectiv, *de* Mündung des Ductus ejaculatorius, *gp* Hinterschlundmasse, *h* Mitteldarmcoeca, *i* Darm, *ö* Mündung der abgeschnittenen linken Mitteldarmcoeca, *ös* Oesophagus, *p 1, 2* 1., 2. Pleopod, *r* Rostrum, *ra* Antennenniere (grüne Drüse), *raö* Mündung der Antennenniere, *re* Enddarm, *sc* Kaumagen, *sn* Arteria subneuralis, *t* Testis, *t 3, 4, 7* 3., 4., 7. Thoracopod, *up* Uropod, *vd* Vas deferens.

Sehr bestimmt sind dagegen die Grenzen zwischen den drei Abschnitten, in die man den Verdauungstractus auf Grund seiner Morphogenese teilt. Diese sind: das ektodermale Stomodaeum (Vorderdarm), das entodermale Mesodaeum (Mitteldarm) und das ektodermale Proctodaeum (Hinterdarm). Zum Stomodaeum gehören Oesophagus und ein vorderes Magenstück von wechselndem Umfang, zum Mesodaeum der übrige Magen mit einem Darmstück von ebenfalls sehr verschiedener Länge, und der Rest des Darmes ist das Proctodaeum. Die Grenzen zwischen diesen drei morphogenetischen Abschnitten sind zunächst durch den freien Rand der Chitinintima bezeichnet, die die beiden ektodermalen Abschnitte auskleidet; auch sind sie meist zu bestimmen an der Verschiedenheit, die das chitinogene Epithel des Vorder- und Hinterdarms in Form, Größe und Struktur seiner Zellen von dem sezernierenden und resorbierenden Epithel des Mitteldarms aufweist. Zu diesen unterscheidenden Merkmalen kommt noch als ausschließliche Eigentümlichkeit des entodermalen Abschnittes die Fähigkeit, Divertikel zu bilden (von gleicher oder ähnlicher Struktur und Funktion wie der Mitteldarm selber), und andererseits inserieren die zwischen Darm und Körperintegument ausgespannten Muskeln (M. dilatatores) nur an den ektodermalen Darmteilen.

Die histologischen Bestandteile des Verdauungsrohrs sind: die im Vorder- und Hinterdarm chitinige, im Mitteldarm meist aus einem Stäbchensaum des Epithels bestehende Intima, das Epithel selbst (am Vorder- und Hinterdarm zuweilen nicht leicht nachweisbar), die Muscularis (ring- oder halbringförmige Konstriktoren, Längs-, oft auch Schrägfasern, die mit jenen Netze bilden können; Querstreifung nicht immer erkennbar) und die bindegewebige Serosa (Tunica propria). Die erwähnten Dilatatoren pflegen das Epithel zu durchbohren und an der Chitinintima zu inserieren.

Darmlose Crustaceen sind sehr selten. Die Cirripedia rhizocephala bedürfen des Darmes nicht, weil sie ihre Nahrung osmotisch aufsaugen (Fig. 43); ebenso wenig die Geschlechtstiere der Monstrillidae sowie die Zwergmännchen der Lepadidae, die ohne Nahrung leben, weil sie während der Ontogenese ausreichend Reservestoffe aufgespeichert haben. Zuweilen fehlt nur der Hinterdarm, und der Mitteldarm bildet einen hinten blind geschlossenen Sack; so ist es bei einigen Cirripedia abdominalia und ascothoracica, bei einem pelagischen Copepoden und ähnlich auch bei den ♀ parasitischer Isopoden. Einen Uebergang zu diesem Zustand zeigt der muskellose, zuweilen atrophierte Hinterdarm der Ostracoden.

Das embryonale Ektoderm stülpt sich zum Proctodaeum (nahe bei der Stelle, wo der Blastoporus verstrich) gewöhnlich später ein als zum Stomodaeum (ausgenommen besonders die Decapoden): bei ausschlüpfenden Nauplien hat der Ektodermzapfen zuweilen weder Höhlung noch Oeffnung. Die Entodermzellen, aus denen das Epithel des Mitteldarms und seiner Coeca entsteht, pflegen bei Entomostraken zunächst eine solide, bei Cladoceren strangförmige Masse zu bilden. Bei den Leptostraken und meisten Malacostraken wächst von der Entoderm-Einwucherung jederseits eine Zellschicht aus und über den Dotter hin, so daß dieser schließlich vom Mitteldarmepithel umhüllt wird; zugleich lösen sich von der Einwucherung einzelne als Vitellophagen funktionierende Zellen los (die später zugrunde gehen,

sofern sie sich nicht am Aufbau mesodermaler Organe beteiligen). Bei den meisten Decapoden aber löst sich die Entoderm-Einwucherung in Zellen auf, die als Dotterzellen durch den Dotter hindurch an seine Oberfläche wandern und sich hier zum Darmepithel zusammenschließen, oder (Potamobius) die Entoderm-Invagination läßt den Dotter durch ihre Zellen in ihr Lumen passieren, ohne ihren Zusammenhang dabei zu lockern. Die Verbindung des Mitteldarmsackes mit den beiden ektodermalen Darmrohren tritt zur Zeit des Ausschlüpfens des Embryos oder auch noch später ein. Die Coeca der Malacostraken entstehen für sich aus rinnen- oder zipfelförmigen Gruppen von Entodermzellen.

1. Vorderdarm.

Fast bei allen Entomostraken ist der Vorderdarm identisch mit dem Oesophagus, an dessen Ende der Mitteldarm beginnt; selten ist der Vorderdarm am Ende etwas erweitert und beteiligt sich damit an der Bildung des Cardiateiles des Magens. Bei den Leptostraken und Malacostraken dagegen gehört das mehr oder minder sackförmige Darmstück, das man Magen nennt, mit zum Vorderdarm (Stomodaeum), gewöhnlich ganz, d. h. bis zu der Stelle, wo sich der Magen zum Dünndarm verengt; doch kann der hintere Teil des Magens schon entodermal sein (Anomostraca, Sympoda), wie andererseits auch das Stomodaeum über den Magen hinausgehen und den Anfang des Dünndarms bilden kann (Stomatopoda).

Der Oesophagus ist — entsprechend seiner Funktion, die von den Mundteilen (besonders von den in die Mundhöhle hineinragenden Mandibelladen) zerkleinerte Nahrung in den Magen zu befördern — in Längsfalten gelegt und mit starker Muskulatur versehen; so kann sein Lumen durch die Dilatatoren sehr ausgeweitet, durch Konstriktoren bis zum Verschwinden zusammengepreßt werden; auch Längsmuskeln sind gewöhnlich vorhanden.

Zu dieser Funktion des Vorderdarms, die bei den Entomostraken die einzige ist, kommen bei Leptostraken und Malacostraken noch andere, um derenwillen eben das Stomodaeum zur Bildung des Magens herangezogen und mit besonderen Vorrichtungen ausgestattet wurde. Bei ihnen ist das chitinogene Epithel des ektodermalen Magens zu Wülsten ausgewuchert, und über diesen ist die Chitinintima zu Leisten und Platten verdickt oder in Lamellen ausgewachsen, die mit Zähnchen, Borsten, Haaren bedeckt sein können; ferner ist der hintere Teil des Magens (der sich bisweilen gegen die Cardiakammer durch eine Querfalte abgrenzt) in den Mitteldarm eingestülpt, und seine zungen-, rinnen-, trichter-, reusenförmigen Chitinfortsätze ragen oft weit in den Darm hinein. Alle diese Chitingebilde des Vorder- und Hintermagens haben mannigfaltige, oft schwer verständliche Formen; sie stehen an Wert für die Systematik den Gliedmaßen kaum nach, können aber hier im einzelnen nicht besprochen werden. — Sie haben dreifache Funktion. An der Cardia finden sich oft (Anisopoda, Isopoda, Decapoda) kleinere Fortsätze, die als Ventile den Rücktritt der verschluckten Bissen zu hindern bestimmt sind. Die Platten etc. in der Cardiakammer sind nicht selten (Leptostraca, Anisopoda, Isopoda, Amphipoda, Decapoda) dick, hart, geriefelt oder gezähnelt; sie haben die vor dem Verschlucken nicht ausreichend zerkleinerte Nahrung zu triturieren; in solchen Fällen wird der Cardiateil des

Magens als Kaumagen bezeichnet. Allgemein verbreitet, wiewohl in sehr verschiedenem Maße ausgebildet, ist die dritte Funktion und die Gruppe der ihr dienenden Chitinlamellen in der Pyloruskammer; diese Gebilde und die Taschen und Gänge zwischen ihnen, sowie die Kamm- und Reusenborsten auf ihnen, sind Filter, in denen die triturierte Nahrung festgehalten wird, damit die Enzyme Zeit haben, sich mit ihr zu mischen und auf sie zu wirken; es werden darin gröbere Nahrungsteile vom Nahrungssaft abgepreßt und gehindert, das Mitteldarmepithel zu berühren und zu schädigen; endlich wird durch sie den ausgenützten Partikeln der Weg zum Anus gewiesen. Die Muskulatur des zum Magen umgewandelten Stomodaeumabschnittes entspricht der des Oesophagus, zeigt aber mannigfache Anpassungen an die Funktionen des Triturierens und Filtrierens.

Von all diesen Einrichtungen im Vorderdarm der Leptostraken und Malacostraken finden sich bei den Entomostraken nur Spuren. Eine solche ist besonders die sehr verbreiterte Einstülpung des Oesophagus in den entodermalen Magen oder Darm; der Rand der Einstülpung ist oft zwei- oder mehrlappig, und bei Phyllopoden und Ostracoden stehen darin caudad gerichtete Haare; diese Einrichtung erschwert den Rücktritt verschluckter Bissen, vielleicht auch ihren Eintritt in die Mitteldarmcoeca. Bei einer Cirripedienart wurden sogar Triturationsvorrichtungen beobachtet.

Im Epistom, seltener im Metastom, und auch in manchen Mundgliedmaßen finden sich ansehnliche einzellige, öfters zu Rosetten angeordnete Drüsen, die man, wenn sie in die Mundhöhle münden, als Speicheldrüsen anspricht. Aehnliche Drüsen, die vielleicht Schleim produzieren, wurden bei Decapoda auch in der Wand des Oesophagus und des Hinterdarms in großer Menge und für die Species charakteristischer Verteilung gefunden. Alle diese Drüsen sind Hautdrüsen.

2. Mitteldarm.

Die relativ größte Länge hat der Mitteldarm bei den Entomostraken, da er bei ihnen den Magen bildet, und seine hintere Grenze selten vor das letzte Körpersegment fällt. Auch bei den Leptostraken reicht er bis zum Analsegment. Bei den Malacostraken variiert die Länge des Mitteldarms stark, und zwar zuweilen innerhalb derselben Unterordnung; so ist das Mesodaeum mancher Decapoden auf eine ganz kurze Strecke hinter dem Magen beschränkt, während es bei anderen fast bis zum Anus reicht. Den Isopoden und Anisopoden fehlt sogar ein eigentlicher Mitteldarm; die Cuticula des Hinterdarms reicht bis an die des Vorderdarms, und nur die ventrale Gegend an der Mündung der Coeca bleibt von Chitin frei, so daß nur dieser kleine Darmbezirk und die Coeca entodermal sind; bei den Häutungen wird die Cuticula des Vorderdarms durch den Mund, die des Hinterdarms durch den After ausgestoßen.

Die Wand des Mitteldarms bildet taschen- oder schlauchförmige Blindsäcke (Divertikel, Coeca), durch die die Oberfläche des sezernierenden und resorbierenden Epithels sehr vergrößert wird. Solche Divertikel gehen hauptsächlich vom Vorderteil des Mitteldarms, und zwar nahe der hinteren Grenze des Stomodaeums ab: wir nennen sie Coeca anteriora. Weniger allgemein bildet der Mitteldarm an seinem hinteren Ende, dicht vor Beginn des Procto-

daeums, Blindsäcke (Coeca posteriora), und ganz vereinzelt treten am mittleren Teil des Mitteldarms Coeca media auf. Auch die hintersten von diesen Coeca sind entodermalen Ursprungs, nicht etwa Homologa der Malpighischen Gefäße.

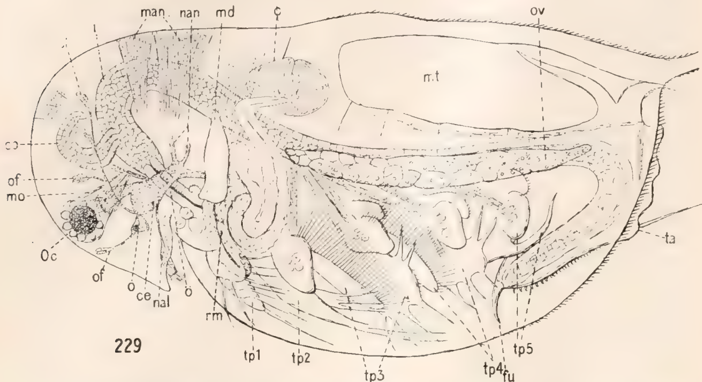


Fig. 229. **Daphnia** ♀ **juv.** (nach Claus und Grobben); die Ruderantenne ist fortgelassen. *c* Herz, *ce* Gehirn, *cö* Darmcoecum, *fu* Furca, *i* Darm, *man* Muskeln der Ruderantenne, *md* Mandibel, *mo* Augenmuskel, *mt* Brutraum, *nal* Nerv der Antennula, *nan* Nerven der Ruderantenne, *o* Becherauge, *ö* Oesophagus, *Oc* Complexauge, *of* Frontalorgan, *ov* Ovar, *rm* Maxillenniere, *ta* Tastborste, *tp 1—5* 1.—5. Thoracopod.

Die Coeca anteriora haben in den einzelnen Unterordnungen sehr verschiedene Lage, Zahl und Größe; die größten wurden früher als Leber und werden jetzt (auf Grund zahlreicher physiologischer und cytologischer Arbeiten, auf die wir nicht eingehen können) als Hepatopancreas oder Mitteldarmdrüse bezeichnet. Nach ihrer Lage, oder vielmehr nach der Lage ihrer Kommunikation mit dem Darm, kann



Fig. 230. **Diastylis**, Magen lateral (nach Sars). *ö* Mitteldarmcoeca, *cs* Cardialteil des Magens, *ö* Oesophagus.

man Coeca anteriora dorsalia, lateralia und ventralia unterscheiden. Die dorsalen Coeca anterioria sind bei vielen Entomostraken die einzigen; andere (Copepoda, Branchiura, Cirripedia) haben daneben oder auch ausschließlich laterale; nie aber rücken die Mündungen der lateralen Coeca bei den Entomostraca so weit ventrad wie bei den Leptostraca und Malacostraca, wo sie oft ganz ventral, bisweilen median liegen. Die Leptostraca, Anisopoda und Isopoda haben nur ventrale Coeca anteriora, die Stomatopoda nur dorsale; bei den übrigen

Malacostraca kommen dorsale und ventrale (oder lateroventrale) zusammen vor. Die dorsalen Coeca sind unpaarig oder paarig; nie ist mehr als 1 Paar vorhanden; in der einfachsten Form bestehen sie (bei den Entomostraca) aus einer rostraden Verlängerung des Magens. Die ventralen Coeca der Leptostraca und Malacostraca sind immer paarig (wenn sie auch von einem kurzen medianen Stamm oder Sinus abgehen können) und oft in der Mehrzahl vorhanden; sie haben meist die Form von Schläuchen, die durch Verästelung bisweilen büschelförmig werden.

Die Coeca posteriora gehen von der dorsalen Darmwand ab, nur bei den Cladoceren von der ventralen; entweder ist ein unpaariger Blindsack (Cladocera, Leptostraca, Anomostraca, Decapoda, einige Amphipoda), oder ein Paar von Blindsäcken (Ostracoda, Amphipoda) vorhanden; den übrigen Unterordnungen fehlen sie.

Ein Coecum medium dorsale impar besitzen die Anomostraca. Die Caligidae scheinen ein paariges Coecum medium dorsale zu haben. Die hinteren verkleinerten Wiederholungen der Coeca anteriora lateralia, die sich bei manchen anderen Copepoden finden, sind wohl nicht unter die Coeca media zu rechnen.

Die Muscularis des Mitteldarms und der Coeca besteht aus Ring- und meistens auch Längsfasern, die durch schräge Fasern netzartig verbunden sein können (Amphipoda). Da die einzelnen Reifen der Ringmuskeln öfters Abstände zwischen sich lassen, geben sie bei der Kontraktion den Schläuchen das Aussehen von Perlschnüren.

Außer den Funktionen der Sekretion und Resorption versieht das Mitteldarmepithel auch die der Exkretion (über die eigentlichen Exkretionsorgane s. Kapitel VIII). Man wies sie nach für die braunen (nicht weißen) Coeca von Balanus und das Darmepithel seiner Nauplien, für die konkrementhaltigen Zellen im Mitteldarm von Copepoden (auch der Nauplien), für die Coeca anteriora von Leptostraken, Schizopoden, Stomatopoden (besonders die Lappen im Telson), für die Weberschen Fermentzellen bei Isopoden, Amphipoden und Decapoden und für die Coeca posteriora der Amphipoden.

3. Hinterdarm.

Der ektodermale Endabschnitt des Darms ist, wie erwähnt, meistens kurz, auf das Analsegment beschränkt; nur bei einigen Copepoden, Amphipoden und Decapoden ist seine Vordergrenze weiter rostrad, und bei Isopoden und Anisopoden bis an die Mündung der Coeca anteriora gerückt, so daß hier der Hinterdarm den Mitteldarm ersetzt. So ist Rectum (Enddarm, Afterdarm) mit Hinterdarm gewöhnlich identisch; ist aber der Hinterdarm lang, so bezeichnet Rectum nur sein mit Dilatatoren versehenes Endstück.

Zwischen Mittel- und Hinterdarm ist oft (Phyllopoda, Cladocera, Copepoda, Branchiura, Gammaroidea, Decapoda) aus Epithelzellen eine Klappenvorrichtung hergestellt, die den Rücktritt der Faeces in den Mitteldarm hindert und darin bisweilen (Gammaroidea) durch caudade Borsten auf der Cuticula des Hinterdarms unterstützt wird.

Bau und Funktion des Hinterdarms entsprechen denen des Oesophagus: er hat den ihm übergebenen Inhalt lediglich weiter zu befördern, und zu diesem Zweck kann sein von einer längsfaltigen

Wand umgebenes Lumen durch Dilatatoren, die sich an das Integument des Analsegmentes heften, stark erweitert, durch kräftige Konstriktorenreifen peristaltisch verengert werden. Selten (Ostracoda, Branchiura) ist der Hinterdarm ohne alle Muskeln.

Wenn demnach dem Proctodaeum der Crustaceen die Funktion der Resorption im allgemeinen nicht zukommt, so wird sie ihm doch bei den Isopoden und Anisopoden zugeschrieben; hier soll das Hinterdarmstück zwischen den Coeca anteriora und dem Sphincter resorbieren (s. S. 95). Ueber die respiratorische Funktion des Hinterdarms s. S. 67.

Der Anus liegt im letzten Rumpfsegment, bei den Entomostraca terminal zwischen den beiden Lateralstücken der Furca oder dorsal davon (und nur wenig, bei Cirripedien-Nauplien aber weit rostrad gerückt), bei den Leptostraca und Malacostraca stets ventral.

Außer den (S. 89) erwähnten Drüsen in der Wand des Hinterdarms seien noch einige sogenannte Analdrüsen von unbekannter Funktion angeführt. Bei Larven von Stomatopoden mündet ein Paar Drüsen, bei Goplana eine unpaarige Drüse in den After; an einem drüsigen Zellhaufen im 6. Pleonsegment von Microdeutopus wurde der Ausführgang vermißt. Bei Gebia füllt eine riesige fünflappige Afterdrüse das letzte Pleonsegment und das Telson aus. Ein ventrales Rectalcoecum wurde bei Stylocheiron beschrieben.

Phyllopoda (Claus 1886, Sars 1896a, Ekmann 1903, Nowikoff 1905a). Oesophagus kurz, sein in den Mitteldarm eingestülpter Rand bisweilen in eine dorsale und ventrale Lippe gespalten und mit cuticularen Papillen oder Borsten besetzt. Mitteldarm vorne gar nicht oder wenig erweitert (bei den Conchostraca, der Kopfbeuge entsprechend, stark gekrümmt), caudad kaum enger werdend; 1 Paar Coeca anteriora dorsalia: bei den Anostraca kuglige Säcke mit gefältelter Wand, bei den anderen Phyllopoda größer und verästelt, bei den Notostraca in unregelmäßige Schläuche, bei den Conchostraca in Lappen. Ringmuskeln des Mitteldarms vorne dichter als hinten. Anus von Lepidurus und Limnadia eher ventral als dorsal.

Cladocera (Leydig 1860, Weismann 1874, Claus 1876b, 1877a, Sars 1897, 1904, Cunnington 1903). Fig. 229. Oesophagus nicht immer längsgefaltet; Vorderende (? zweilippig) in den Darm eingestülpt. Darm beträchtlich weiter als der Oesophagus, aber vorne gewöhnlich nicht zu einem Sack erweitert; er reicht bis zur vorderen Grenze des Analsegmentes, entweder bei gleichbleibender Dicke und nur schwacher Krümmung, oder (Lynceidae, Acantholeberis, Saycia etc.) unter Bildung einer Schleife seines engeren hinteren Abschnittes (Fig. 6). Sehr abweichend ist die Darmform bei Leptodora (Fig. 7); der vordere, bis gegen das Ende des vorletzten Segmentes reichende Teil des Mitteldarms ist enge; dann erweitert sich der Darm zu einem länglichen Sack, an den sich der ganz kurze Hinterdarm anschließt. Coeca anteriora entweder kaum vorhanden (Sida), oder durch ein Paar flache dorsale Taschen vertreten (Polyphemidae), oder sie sind ein Paar ziemlich kurze, krumme Schläuche (Leberhörnchen; Daphnia, Simocephalus etc.); bei Leptodora fehlen sie ganz. Außerdem haben Eurycercus, Pleuroxus und andere Lynceidae ein unpaariges ventrales Coecum posterius, das ziemlich lang sein und in einen dünnen Wurmfortsatz ausgehen kann.

Ostracoda (Claus 1891a, 1895b, Müller 1894, Lüders 1909, Bergold 1910). Am hinteren Boden der Mundhöhle haben die Podocopa einen Reusenapparat (rechenförmiges Organ). Oesophagus caudad gebogen (bisweilen knieförmig). Seine verdickte Dorsalwand ist in die von der dünneren Lateroventralwand gebildete Rinne eingesenkt; das Ende des Oesophagus ist bei den Podocopa in den Magen ziemlich weit eingestülpt, und die Cuticula der dicken dorsalen und dünnen ventralen Einstülpung ist mit caudad gerichteten Haaren besetzt (Kropf). Bei den Myodocopa ist die Einstülpung kurz; aber die Zellen des Wulstes sollen hier Chitingebilde absondern, die bei den Cypridinidae weit in den Magen hineinragen und bei den Halocyprididae einen durchaus geschlossenen, dem Magenepithel anliegenden Sack bilden, in dem die Nahrung in Form von blättrigen Schichten sich anhäuft; der Sack mit Inhalt wird vermutlich bei den Häutungen per os entfernt; indessen wird die ektodermale Herkunft dieses Sackes bestritten. Der weite (entodermale) Magensack ist bei den Podocopa in eine vordere und hintere Kammer abgeschnürt (Fig. 13). Die Coeca anteriora sind ein Paar dorsaler Säcke oder Schläuche von (selbst bei verwandten Arten) verschiedener Form und Länge; den Cypridinidae (Fig. 257) fehlen sie meist; bei Cyprididae kommen auch dorsale Coeca posteriora vor in Form von ein Paar Taschen. Der Hinterdarm, überall kurz und muskellos, scheint bei den Halocyprididae atrophiert zu sein.

Cirripedia (Fowler 1889, Nussbaum 1890, Knipowitsch 1892, Berndt 1903, 1907, Gruvel 1905). Der birnförmige Magen der Thoracica geht allmählich in den Darm über; beide haben Längswülste. Eine größere Zahl anastomosierender Coeca anteriora (braune und weiße Drüsen) münden beiderseits in den Vorderteil des Magens; sie beginnen sich erst im Puppenstadium auszustülpen. Das kurze Proctodaeum ist vom Mitteldarm durch eine leichte Einschnürung abgesetzt. Speicheldrüsen im Metastom. Den Zwergmännchen fehlt der Verdauungskanal. — Unter den Abdominalia haben Cryptophialus und Lithoglyphus einen ähnlichen Darm wie die Thoracica und auch einen zwischen den letzten Cirrenbeinen gelegenen Anus. Doch ist bei Cryptophialus der Endteil des Oesophagus erweitert und durch Chitinplatten und Zähne in einen Kaumagen verwandelt; auch ist nur ein Paar Coeca anteriora vorhanden (konische Zapfen von individuell verschiedener Länge). Bei Alcippe bildet dagegen das Mesodaeum einen medianen Sack von variabler Größe, der blind geschlossen ist; von ihm gehen regellos liegende Blindschläuche in alle Teile des Körperstammes; das Mesodaeum entbehrt der Muskeln. — Auch unter den Ascothoracica gibt es Arten (Dendrogaster, Petrarca) mit blind geschlossenem Mesodaeum und andere (Laura) mit langem, dickem, vom magenartigen Vorderstück des Mesodaeum abgeschnürtem Mitteldarm, mit kurzem Proctodaeum und dem Anus zwischen den Furcalstücken. Die Tiere haben ein Paar lateraler Coeca anteriora, deren Aeste in den Mantelraum ragen, und bei Petrarca setzt sich der Magen außerdem in ein schlauchförmiges Coecum ant. dors. impar fort. Der Oesophagus stülpt sich bei den Ascothoracica und auch bei Cryptophialus stärker in den Magen ein als bei den Thoracica. — Das hintere Stück des Verdauungskanals fehlt den afterlosen Arten und der ganze Verdauungstrakt den Rhizocephala in allen Entwicklungsstadien.

Branchiura (Claus 1875b, Grobben 1908). Oesophagus scharf nach hinten umgebogen, weit in den Magen eingesenkt; Rand der

glockenförmigen Einstülpung mehrlappig. Der Mitteldarm ist durch eine Einfaltung der dorsalen Wand in Magen und Dünndarm geteilt, die durch ein kurzes Rohr verbunden werden und verschiedenes Epithel haben. Ein Paar Coeca ant. lat., deren Aeste und Zweige zwischen die Schildwände eintreten und bis an den hinteren Schildrand reichen. Der in der Gegend des letzten Beinpaares beginnende Hinterdarm ist gegen den Mitteldarm durch eine muskulöse Klappe verschließbar, selbst aber ohne alle Muskeln.

Copepoda (Claus 1863 a, 1889, Hartog 1888, Giesbrecht 1899, 1900, Scott 1901, Steuer 1903, Wilson 1905). Oesophagus nicht immer längsgefaltet; Muskulatur besonders bei den saugenden Arten stark. Er ist entweder etwas in den Magen eingestülpt oder (Cyclops, Enterognathus) geht mit trichterförmiger (zum Stomodaeum gehöriger) Verbreiterung allmählich in ihn über. Der Mitteldarm (meist gerade, selten mit asymmetrischer Ausbiegung) zeigt alle Uebergänge zwischen einem überall ungefähr gleich dicken Schlauch und einem kugligen Magensack, der sich in einen engen Dünndarm fortsetzt (Copilia, Pachysoma). Divertikel fehlen nicht selten völlig; öfters ist der Darm in ein sackförmiges oder spitzes dorsales Coecum anterius impar verlängert; vom Grunde dieser unpaarigen Tasche kann jederseits ein Coecum anterius laterale abgehen: kurz und gelappt bei Eucalanus, Sapphirina, länger und einfach bei Lichomolgidae, bis an die hintere Grenze des Vorderrumpfes reichend und mit lateralen Nebencoeca versehen bei vielen Asterocheridae, wo auch das Coecum ant. impar lang und caudad übergeschlagen sein kann. Hinter den lateralen Coeca ant. gehen bei Sapphirina und Peltidiidae (? Caligidae) noch mehrere Paare kurzer Lateralcoeca vom Darm ab. Die Coeca sind bei sedentären Parasiten wenig oder gar nicht, bei den freilebenden Arten nur schwach, am besten bei schwimmenden Parasiten (Asterocheridae etc.) ausgebildet; so werden auch bei Caligidae eigentümlich geformte Coeca ant. lat. beschrieben und außerdem ein Paar birnförmiger Schläuche (Coeca media?), die zwischen dem 1. und 2. Ruderbeinpaar dorsal in den Darm münden. Das Proctodaeum beginnt im vorletzten oder letzten Segment und mündet meistens unter einer „Afterklappe“; bei Peltidiidae ist der Anus (zugleich mit der Furca) auf die Ventralfläche des Segmentes verlagert. Bei einem Haloptilus ist der Magen im Cephalothorax blind geschlossen; den Monstrillidae fehlt der ganze Verdauungskanal.

Leptostraca (Claus 1888). Der kurze Oesophagus, mit dorsalem, in den Magen hineinragendem Zapfen, biegt fast rechtwinklig in den Magen um. Cardiateil mit dorsalen, geriefelten Längswülsten; Lateralwände wulstig ins Innere vortretend; die Cuticula des kurzen, durch eine Furche gegen den Cardiateil abgegrenzten Pylorusteiles bildet eine dorsale Medianfalte, die trichterförmig beginnt und sich caudad als rinnenförmige Lamelle mit beborsteten Rändern weit in den Darm hinein fortsetzt; lateral von ihr jederseits zwei kürzere Lamellen. Die Coeca anteriora sind jederseits 4 Schläuche; drei lange, die bis hinten ins Pleon reichen, treten vorn jederseits zu einem Sinus zusammen; die beiden Sinus vereinigen sich zu der ventrolateralen Darmwand, in die auch der kürzere, rostrad bis in den Vorderkopf reichende vierte Schlauch mündet; beiderseits davon findet sich noch ein kurzes Drüsensäckchen mit sehr engem Lumen. Das dorsale Coecum posterius impar zieht caudad durch das Analsegment; seine sehr hohen Zylinderzellen setzen sich im Darm rostrad bis ins 4. Pleonsegment fort.

Anisopoda (Claus 1887b). Magen mäßig erweitert, mit 1 Paar bezahnten sogenannten Cardiacalkiefern und einer medianen Dorsalplatte mit Zinkenborsten; dahinter ein Paar laterale Borstenleisten und ein komplizierter Ventralwulst, der im Pylorus mit Falten und Taschen ausgestattet, zungenförmig in den Darm hineinragt. Coecum anterius: jederseits ein langer, ins Pleon reichender Schlauch, von dem sich nahe der ventralen Mündung 2 kurze Schläuche (einer davon rostrad) abzweigen.

Isopoda (Huet 1883, Giard & Bonnier 1887, Ide 1892b, Conklin 1897, Mc Murrich 1897, 1899, Schönichen 1898, Bonnier 1900, Murlin 1902, Caullery 1908, Lloyd 1908). In dem nicht sehr weiten Magen der freilebenden Arten lassen sich meistens folgende beborstete Wülste unterscheiden: vorn ein Paar laterale, hinten ein medioventraler, ein Paar lateroventrale und ein mediodorsaler; die drei hinteren gehen in Lamellen aus, die in den Darm hineinragen; ferner 2 dünne Ringwülste. Unter dem freien Ende des medioventralen Wulstes münden die Coeca anteriora. Bei den Oniscoidea und Asellus sind 2 Paar, bei Idotea, Cymothoe, Ligia, Bathynomus 3 Paar (bei C. und B. kurze) Schläuche vorhanden, meist gestreckt und bis in den hinteren Thoraxteil reichend; sie vereinigen sich zu einem kurzen unpaarigen Ausführgang. — Der Darm (Proctodaeum) der Oniscidea hat an der Dorsalwand eine Art von Typhlosolis: dort ziehen zwei Längsfurchen entlang, die etwa bis zur Hälfte der Darmlänge reichen und durch eine ins Darmlumen hineinragende und an der Kante verdickte Crista voneinander getrennt sind. Das von der porösen Chitinintima bedeckte Darmepithel ist großzellig (die Zellen wachsen vom Ende des Embryonallebens ab, ohne sich zu teilen) bis kurz vor dem Rectum und ist gegen das kleinzellige Epithel des Magens und des Rectums scharf abgegrenzt. Die Zellgrenzen werden nicht durch Zellmembranen hergestellt, sondern durch scharfe Längs- und Querfurchen, die von der Intima her ins Epithel eindringen (bis wenigstens $^1/_4$ der Epitheldicke) und von palisadenartig gestellten Fibrillen fortgesetzt werden; die Epithelzellen (Gitterzellen) sind daher unvollkommen getrennt und bilden in der Tat ein Syncytium. Der Darm hat Längs- und Ringmuskeln, die miteinander anastomosieren; an einer Strecke des Darmes im Pleon sind die Ringmuskeln besonders dicht und kräftig, so daß sie den Darm zusammenschnüren (Sphincter). — Parasiten. Der Verdauungskanal der Epicaridae hat Eigentümlichkeiten, zu denen sich bei Anilocra Uebergänge finden (Vereinfachung der Wülste und Fortsätze im Magen, Darmzotten). Bei den Weibchen der Epicaridae ist das Proctodaeum rudimentär; die Bopyridae haben zwar noch einen dünnen, von der Mündung der Coeca ant. zum Anus im 6. Pleonsegment gehenden Darm; aber er scheint funktionslos zu sein, und bei den anderen Epicaridae sind höchstens Rudimente des Proctodaeums vorhanden, die mit dem blind endenden Magen in keiner Verbindung stehen. Der muskulöse Magen ist zu einem Sack (Cephalogaster, Fig. 277) aufgebläht, der durch eine mediane Einsenkung der Dorsalwand in jederseits eine Tasche abgeteilt ist; sein Epithel bildet nicht Wülste und Platten, sondern zahlreiche lange Zotten mit poröser Chitinintima. Dann folgt bei den Entoniscidae (Portunion) ein Abschnitt, dessen Dorsalwand so dick und ventrad vorgewölbt ist, daß vom Darmlumen nur ein enger (auf dem Querschnitt halbmondförmiger) Spalt übrig bleibt; die starke Chitinintima dieses typhlosolis-artigen Abschnittes ist mit Borsten besetzt, die einen Reusenapparat zum Filtrieren des eingesogenen Nahrungssaftes bilden. Der hintere Magenabschnitt (ebenfalls mit chitiniger Intima) ist außerordentlich

muskulös; er führt rhythmische (an Herzpulsationen erinnernde) Kontraktionen aus, die alternierend mit ähnlichen Kontraktionen des vordern Magenabschnittes das Blut des Wirtes einpumpen. In das blinde Ende des hintern Abschnittes, das im 4. Thoraxsegmente liegt, münden ventral mit gemeinsamer Oeffnung die dicken, bis ins Pleon reichenden Coeca, deren die Epicaridae nur 1 Paar haben. Die Epicaridenmännchen haben alle einen vollständigen, bis zum Anus reichenden Verdauungskanal, dessen hinterer Teil jedoch deutliche Atrophie zeigen kann (im Pleon von Danalia erweitert er sich zu einer Blase — Exkretionsorgan?); der Magen ist schwach erweitert und enthält bei Ione Andeutungen von Kauwülsten; die beiden Coeca sind lang und dick.

Amphipoda (Claus 1879, 1887a, Wrześniowsky 1879, Nebeski 1880, Mayer 1882, Ide 1892b, Della Valle 1893, Vester 1900, Woltereck 1904). Magen länglich, nicht sehr erweitert, reicht hinten höchstens bis ins 2. freie Thoraxsegment; im Inneren mehrere Paare beborsteter Lateralfalten und eine mediane Ventralfalte, auf der sich eine mit Borstenreihen besetzte Längscrista erhebt. Die Falten sind am besten bei Gammaroidea und Caprellidae ausgebildet, ragen in Pylorus und Darm hinein, und die hinteren Lateralfalten bilden zusammen mit der dorsalen Magenwand ein Rohr (mit ventralem Längsspalt), das sich trichterförmig ins Mesodaeum hineinstülpt; etwas abweichend verhält sich Phronima, und bei anderen Phronimidae und allen Platyscelidae sind die Duplikaturen viel einfacher und nicht ins Mesodaeum eingestülpt. Eigentümlich geformt ist der Magen junger Thaumatops: Pharynx und Magen sind durch ein enges Rohr verbunden. — Das Mesodaeum reicht bei den meisten Gammaroidea bis ins 4., bei den Hyperoidea bis ins letzte Pleonsegment; bei einigen Gammaroidea und bei Caprellidae endet es schon im letzten oder vorletzten Thoraxsegment. Sein vorderer, den Pylorusteil des Magens bildender Abschnitt trägt ein bei Gammaroidea stets unpaariges, bei Caprellidae paariges, caudad gekehrtes dorsales Coecum anterius von gleicher Struktur wie das Mesodaeum; bei Phronima ist es ebenfalls paarig aber rostrad und jederseits gegabelt, während es bei Leucothoe und Ampelisca kaum angedeutet ist und den meisten Hyperoidea fehlt. Von Coeca anteriora ventralia sind gewöhnlich jederseits 2 da, mit je einem gemeinsamen kurzen Ausführgang; bei allen jungen Gammaroidea ist jederseits nur das laterale der beiden Ventralcoeca vorhanden, und bei Corophium, Leucothoe etc., ferner bei allen Caprellidae und Hyperoidea bleibt dies das einzige; jedoch hat es bei einigen Arten dieser Gruppen, am Grunde und selbst weiterhin kurze Nebencoeca, während es bei anderen (Phronimopsis) ganz fehlt. Die Coeca ant. ventr. sind gleich lang und reichen meistens bis ins 2. oder 3. Pleonsegment. Die Coeca posteriora (ein dorsales Paar, Fig. 16) haben verschiedene und oft sehr beträchtliche Länge (bei Orchestia, wo sie erst rostrad gehen, dann caudad umbiegen, sind sie fast so lang wie das Mesodaeum); sie sind bei Gammaroidea selten verkümmert, bei Caprellidae gewöhnlich rudimentär, bei Melita unpaarig, bei Goplana einseitig verkümmert; bei Hyperoidea fehlen sie ganz.

Anomostraca (Smith 1909). Oesophagus kurz. Magen gestreckt sackförmig; beborstete Wülste und Fortsätze im cardialen (ektodermalen) Teil ähnlicher denen der Decapoden als der Arthrostraken; die beiden hinteren weit in den (entodermalen) Pylorusteil und Darm hineinreichend. Coecum anterius dorsale unpaarig, aber mit paariger Mündung (seine Wände bestehen aus Zellen von embryonalem Charakter); die Coeca ant.

ventralia sind ca. 30 (bis zum Hinterende des Thorax reichende) Schläuche mit gemeinsamer Oeffnung. Das dorsale Coecum medium impar (mit drüsigem Epithel) geht im 2. Pleonsegment, und das ebenfalls unpaarige dorsale Coecum posterius (mit ähnlichen Zellen wie das C. ant. dors.) im 5. Pleonsegment ab. Epithel des Mesodaeums bis zum Coecum medium hauptsächlich drüsig, von da an resorbierend. Dicht hinter dem Coecum post. beginnt das Proctodaeum mit gefälteter Chitinintima.

Sympoda (Sars 1899—1900, Stappers 1909). Längswülste des kurzen Oesophagus mit verdickter Cuticula. Der cardiale (ektodermale) Teil des länglichen Magens hat 5 Längswülste (der ventrale von besonders charakteristischer Form) mit vielgestaltigen, regelmäßig geordneten Anhängen; 2 Reihen enger Borsten am Pyloruswulst bilden Rinnen. Das Mesodaeumepithel, rostrad scharf abgegrenzt, wird caudad allmählich niedrig; Grenze gegen das Proctodaeum unbekannt. Coeca anteriora jederseits 1—4 Schläuche (Fig. 230), die lateroventral mit jederseits einem gemeinsamen Kanal münden; sie gehen caudad, die längsten überragen kaum den Hinterrand des Cephalothorax.

Schizopoda (Chun 1895—1896, Gelderd 1909). Cuticula von Atrium und Oesophagus fein behaart. Oesophagus mit 4 Längswülsten. Magen meist sackförmig, in den Kopf hineinragend; Cardiateil mit medianer Dorsalplatte und 1 Paar lateraler Platten; in den entodermalen Pylorusteil reichen 3 caudade Fortsätze, ein medianer, dessen Basis den ganzen Ventralboden einnimmt, und je 1 lateraler. Coecum anterius dorsale median, selten paarig; die Coeca ant. ventralia sind jederseits 5 Schläuche, die jederseits durch einen gemeinsamen ventrolateralen Sinus in den Darm übergehen; die Coeca sind caudad, nur der lateralste bisweilen rostrad, verschieden lang, aber den Hinterrand des Thorax nicht erreichend; neben dem Sinus noch je 1 Säckchen. Die Schläuche haben innen Längsleisten von eigentümlichen Epithelzellen. (Arachnomysis ohne C. ant. dors., mit nur 3 C. ant. ventr.: 2 kurzen Säcken und einem langen gegabelten Schlauch.) Hinten im Mesodaeum wird das Epithel höher und dann plötzlich (vermutlich vom Beginn des Proctodaeums an) durch ein dickes, lockeres, fettkörper-ähnliches Zellpolster ersetzt.

Dichelopoda (Sars 1885a, Chun 1895—1896, Gelderd 1909). Den Schizopoda ähnlich, am auffälligsten dadurch verschieden, daß die Coeca anteriora ventralia jederseits aus einem Büschel zahlreicher kurzer Schläuche (Fig. 219, 250) bestehen (die aber ebenfalls durch einen gemeinsamen ventrolateralen Sinus in den Darm münden); ihr Epithel bildet keine Längsleisten; in der Calyptopis-Periode sind (außer dem wie es scheint immer paarigen Coecum ant. dorsale) nur 2—3 Schläuche jederseits vorhanden, die sich später durch Teilung vermehren. Ferner hat der Cardiateil des Magens keine dorsale Platte, aber einen hohen, mit dem Hinterende in den Pylorusteil hineinragenden ventralen Längswulst, der paarig und mit Borstenbögen besetzt sein kann; die Fortsätze im Pylorusteil sind schwächer beborstet, die lateralen weit nach hinten verlängert. Das Rectum von Stylocheiron hat auffallenderweise ein kurzes unpaariges ventrales Coecum.

Decapoda (Albert 1883, Mocquard 1884, Frenzel 1885, Costes 1890, Cuénot 1893, Rosenstadt 1896a, Coutière 1899, Wallengren 1901, Léger & Duboscq 1902, Jordan 1904a, b, c, 1909, Williams 1907). Fig. 228. Der Magen ist gewöhnlich ein weiter, rostrad und laterad ausgebauchter Sack; nur bei einigen Natantia geht der Oesophagus allmählich in den wenig (bei Lucifer gar nicht) erweiterten Magen über. Den Rücktritt

der verschluckten Nahrung hindern Klappen oder Reusenborsten an der Grenze von Oesophagus und Magen. Cardia- und Pyloruskammer, oft durch eine Einschnürung voneinander getrennt, sind reicher als in anderen Ordnungen mit Kau- und Filtrierapparaten versehen, deren mannigfaltiger Bau den aus der sonstigen Organisation gewonnenen Anschauungen über die systematischen Beziehungen der Decapodenarten entspricht. Diese Apparate, besonders die Kaufortsätze, sind bei den Natantia, besonders Eucyphidea, schwächer ausgebildet als bei den Reptantia, und bei Lucifer nur in Spuren vorhanden. Die ontogenetische Entstehung der Zähne aus Verschmelzung von Borsten ließ sich bei Potamobius feststellen. (Ueber die Gastrolithe s. S. 79.)

Soweit der Darm zum Mesodaeum gehört, ist seine Wand dünn und an der Innenfläche nicht gefältelt, während das Proctodaeum an seiner chitinigen Innenfläche starke, ins Lumen hineinragende Längswülste aufweist; die Grenze zwischen beiden Darmstücken ist auch äußerlich meistens durch einen Ringwulst bezeichnet, an dessen Vorderrande das Coecum dorsale posterius mündet. Dieser Wulst entsteht bei den Alpheidae dadurch, daß das Mesodaeum sich über den Anfang des Proctodaeums stülpt; das eingestülpte Vorderende des Proctodaeums bildet hier zugleich eine Verschlußvorrichtung gegen den Rücktritt der Faeces. Das Längenverhältnis zwischen Mesodaeum- und Proctodaeum-Teil des Darmes schwankt in weiten Grenzen, selbst in derselben Familie; es ist z. B. bei Potamobius 1 : 13, Carcinus 1 : 5, Cancer 1 : 2, Paguristes 3 : 1, Astacus (Homarus) und ähnlich bei den Eucyphidea 6 : 1; die Grenze zwischen beiden Darmstücken liegt demgemäß an sehr verschiedenen Stellen des Thorax und Pleon, z. B. bei Potamobius nahe hinter dem Magen, bei Lucifer am Hinterende des 6. Pleonsegmentes.

Die Coeca anteriora dorsalia sind bei den Eucyphidea nur angedeutet und sind bei Lucifer durch ein Paar kurze Schläuche, bei Potamobius und den Loricata durch einen unpaarigen Sack repräsentiert; bei Astacus (Homarus), Nephrops, Gebia, Axius ist dieser Sack zweizipflig und bei Callianassa in 2 laterale Taschen gespalten; bei den Paguridae und Brachyura sind die Coeca ant. dors. meist ein Paar dünne, gewundene Schläuche von oft beträchtlicher Länge (bei Carcinus und Cancer fast so lang wie der Körper), die den Lateralwänden des Magens anliegen; nur bei Paguristes fehlen sie, und bei Dromia ist ein einseitiger kurzer, bei Munida ein ziemlich langer, nach hinten gekehrter medianer Schlauch vorhanden. — Die Coeca anteriora ventralia bilden meistens große Büschel von zahlreichen Aesten und Zweigen, lassen aber jederseits 3 Hauptschläuche unterscheiden, die selten getrennt (Alpheidae), meist mit gemeinsamem, paarigem Ausführgang münden. Die Büschel liegen an beiden Seiten von Magen und Darm im Cephalothorax; nur bei den Paguridae reichen sie (vom Glaucothoe-Stadium an) ins Pleon hinein. Bei den Sergestidae sind die Verzweigungen, bei Lucifer auch die Zahl der Hauptschläuche reduziert. — Das Coecum posterius ist dorsal und immer unpaarig. Es fehlt jedoch nicht selten (Eucyphidea, Potamobius, Loricata, Galathea, Paguristes etc.); es ist kurz bei Peneus, ziemlich lang und caudad bei Astacus (Homarus), Nephrops, Gebia etc., ebenfalls lang, aber rostrad bei Munida und den meisten Paguridae; bei den Brachyura ist dies Coecum ein geknäueltes und sehr langes Rohr (bei Cancer 6 mal so lang wie der Körper).

Stomatopoda (Mocquard 1884, Orlandi 1901). Ein kurzer, weiter Oesophagus führt in einen Magen, dessen pyramidenförmiger Cardiateil

sich mit seinem spitzen Ende vorn bis in die Gegend der Antennen erstreckt und mit seiner caudad gekehrten Basis dorsal vom Mandibel-Endophragma in einen engen, der Gestalt nach schon zum Darm gehörigen Pylorusteil übergeht; dieser, und mit ihm das Stomodaeum, endet etwa an der hinteren Kopfgrenze. Wülste im Cardiateil schwach, denen der Eucyphidea ähnlich; an der hinteren Wand und besonders im Pylorusteil ein gut entwickelter Reusenapparat. Der mesodäale Teil des Darmes reicht bis ins Telson; er ist bis zum 4. Pleonsegment eng und dünnwandig, erweitert sich dann und schwillt im 6. Segment und Beginn des Telsons zu einem länglichen Sack an (mit dickerer, innen längsgerunzelter Wand), der mit ganz kurzem, ventrad absteigendem Proctodaeum nicht weit hinter dem ventralen Vorderrande des Telsons mündet; der Anus ist ein longitudinaler Schlitz. Die Coeca anteriora sind außerordentlich groß und bestehen jederseits aus einem Schlauch, der bis an den Hinterrand des Telsons reicht und in den freien Segmenten des Thorax und Pleons laterale (während des Larvenlebens hervorwachsende) Lappen abgibt (die hinteren erfüllen das ganze Telson). Die Schläuche umwachsen enge den Darm, so daß nur vorn und hinten ein Teil seiner Ventralfläche frei bleibt. Sie münden dorsal mit kurzem gemeinsamen Ausführgang, reichen aber über diese Stelle mit je einem anterolateralen Lappen rostrad hinaus.

V. Nervensystem.

Das zentrale Nervensystem ist ganz nach dem Typus desjenigen der Annulaten gebaut und muß von diesem abgeleitet werden (Fig. 231 bis 248). Es besteht aus 2 symmetrisch zu beiden Seiten der Längsachse des Körperstammes gelegenen Strängen, die den Metameren entsprechend gegliedert und durch transversale Brücken verbunden sind. In jedem Metamer schwillt jeder der beiden Längsstränge zu einem Knoten, Ganglion, an, und die beiden Ganglien eines Metamers werden durch einen (selten doppelten) Querstrang, Kommissur (*cm*) genannt, miteinander verbunden; das Stück der Längsstränge, das zwischen einem Ganglion und dem vorhergehenden oder folgenden liegt, heißt Konnektiv (oder Längskommissur, *cn*). Ein so gebautes Nervensystem hat daher im ganzen das Aussehen einer Strickleiter. Durch die vorderste Lücke dieser Leiter zwischen ihren beiden vordersten Konnektiven hindurch tritt der Oesophagus und teilt dadurch das Nervensystem in einen vorderen präoralen Abschnitt, das Gehirn, und einen hinteren postoralen Abschnitt, das Bauchmark. Gehirn und Vorderende des Bauchmarks bilden zusammen mit den beiden Konnektiven (Schlundkonnektiven, *cno*) den Schlundring. Wenn wir das Nervensystem vom vorderen nach dem hinteren Rumpfende hin überblicken, so sehen wir, daß die beiden Längsstränge der Strickleiter ihre vorderen Ganglien vor dem Schlunde zum Gehirn vereinigen, dann als Schlundkonnektive den Schlund umgeben, weiterhin hinter dem Schlunde (ventral vom Darm) in jedem Metamer zu einem Ganglienpaar anschwellen, dessen beide Ganglien durch eine (zuweilen doppelte) Kommissur verbunden sind und schließlich im Endabschnitt des Stammes in je einen Nerven auslaufen. — Die Hauptnerven, die aus jedem Ganglienpaare entspringen oder doch in ihm wurzeln, gehen an die Muskeln des zugehörigen Metamers und an die seiner Gliedmaße, und das Gehirn innerviert außerdem die vorderen Sinnesorgane.

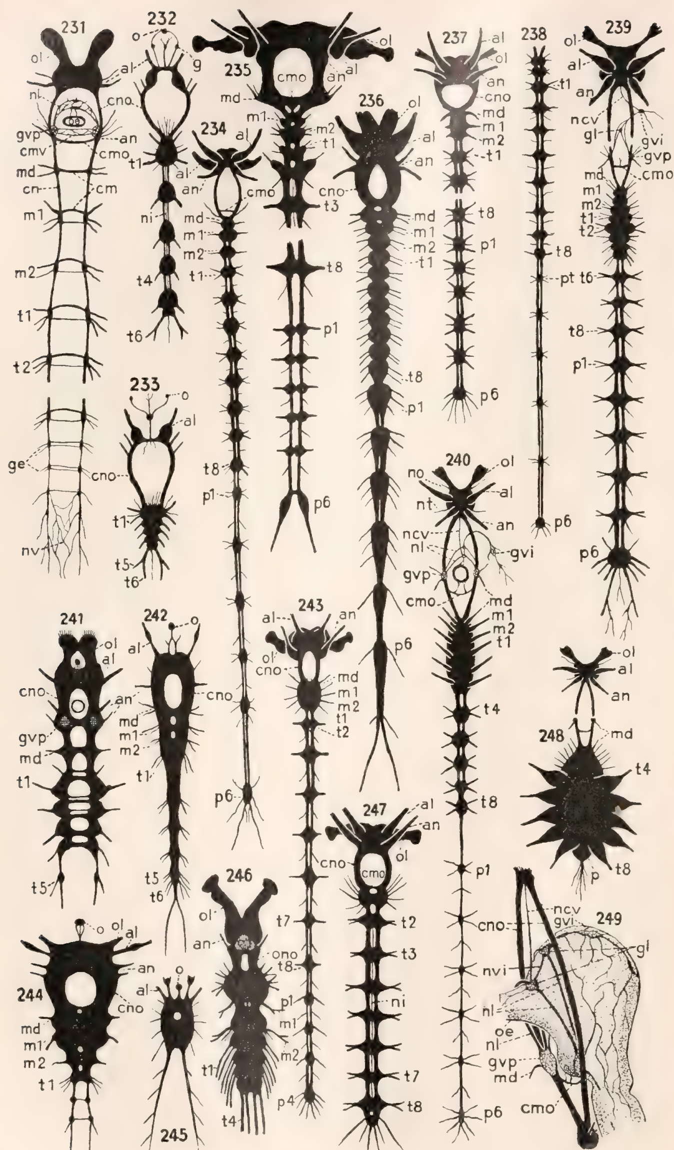


Fig. 231—249.

Fig. 231—249. Verschiedene Typen des Nervensystems, schematisch. 231 **Phyllopoda,** 232 **Cirripedia pedunculata,** 233 **Cirr. operculata,** 234 **Dichelopoda,** 235 **Apseudidae,** 236 **Leptostraca,** 237 **Anomostraca,** 238 **Sympoda,** 239 **Stomatopoda,** 240 **Decapoda macrura,** 241 **Cladocera,** 242 **Cop. gymnoplea,** 243 **Gammaroidea,** 244 **Ostracoda,** 245 **Cop. isokerandria,** 246 **Branchiura,** 247 **Oniscoidea,** 248 **Decapoda brachyura,** 249 **Decapoda,** Visceralsystem. *al* und *an* Ganglien und Nerven der Antennulen und Antennen, *cm* Kommissur, *cmo* Hinterschlund-(Antennen-) Kommissur, *cmv* Visceralkommissur, *cn* Konnektiv, *cno* Schlundkonnektiv, *g* Ganglion, *ge* Ganglia des Genitalsegmentes, *gl* Lippenganglion, *gvi* Ganglion stomatogastricum, *gvp* paariges Visceralganglion, *md, m 1, m 2* Ganglien und Nerven der Mandibeln und Maxillen, *ncv* Cerebrovisceralnerv, *ni* Nervus intermedius, *nl* Ringnerv, *nmd* Mandibelnerv, *no* Nervus oculomotorius, *nt* N. tegumentarius, *nv* Visceralnerven, *nvi* N. visceralis impar, *o* Becherauge, *oe* Oesophagus, *ol* Lobi optici, *t 1, 2* etc. Ganglien und Nerven der Thoracomere, *p 1, 2* etc. der Pleomere.

Diesen von den Annulaten her bekannten Typus des Nervensystems finden wir bei manchen Phyllopoden realisiert; er ist durch den hohen Grad der segmentalen Monotonie charakterisiert (Fig. 231). Seine Abänderungen in den übrigen Unterordnungen der Crustaceen lassen sich der Hauptsache nach auf folgende Faktoren zurückführen:

1) Die beiden Ganglien eines Paares rücken einander näher, wobei ihre Kommissur sich verkürzt, und verschmelzen schließlich zu einem Ganglion, dessen Paarigkeit aber, wenn auch äußerlich nicht mehr sichtbar, in der inneren Struktur stets gewahrt bleibt (Fig. 235. 236).

2) Mit der transversalen Annäherung der Ganglien rücken auch die Konnektive einander näher, jedoch im ganzen in geringerem Grade, so daß verschmolzene Ganglien noch durch Konnektive verbunden sein können, die durch eine mediane Spalte oder wenigstens Längsfurche voneinander gesondert sind.

3) Die aufeinanderfolgenden Ganglien rücken zusammen, und zwar in der Richtung von hinten nach vorne: dabei können sich die Konnektive bis zum völligem Schwunde verkürzen und zugleich die transversalen Grenzen zwischen den Ganglien sich verwischen, so daß die Zahl der zu einer Masse vereinigten Ganglien nur noch aus den austretenden Nerven und der inneren Struktur abzunehmen ist (Fig. 246, 248). Dieser Vorgang ist im allgemeinen die Folge der Verkürzung und Verschmelzung der zugehörigen Rumpfsegmente; tritt er ohne diese Umformung der Segmente ein, so rücken die Ganglien in Segmente, die den ihnen zugehörigen vorangehen.

4) Ganglien können infolge der Verkümmerung der von ihnen innervierten Gliedmaßen verkümmern und ausfallen.

5) Longitudinale Verschiebung eines Ganglions ohne Verkürzung der Konnektive: das Ganglion wandert an dem Konnektiv entlang.

6) Die Austrittsstelle eines Hirn- oder Bauchmarknerven, normalerweise an den Ganglien gelegen, kann äußerlich an die Konnektive verlegt werden, indem seine Fasern mit den Konnektivfasern, die aus dem gleichen Ganglion kommen, eine Strecke weit vereinigt bleiben, ehe der Nerv sich vom Konnektiv ablöst.

Wir wollen nun an den einzelnen Teilen des Nervensystems und in den verschiedenen Unterordnungen verfolgen, welchen Anteil diese Faktoren an der Gestaltung des Nervensystems haben.

Zunächst finden wir die Kommissuren der Gehirnganglien fast überall so sehr verkürzt, daß zwischen den beiden lateralen Hirnhälften nur eine Längsfurche als äußerlicher Rest der Paarigkeit bestehen bleibt. So ist es selbst bei den Phyllopoden; nur bei den

Cirripedien sind die beiden Gehirnganglien voneinander abgerückt und durch eine dünne Kommissur verbunden (Fig. 232, 233). Bau und Zusammensetzung des Gehirns hängen nun weiter von der Ausbildung der Sinnesorgane und besonders von der Beteiligung der Antennenganglien ab. Dies Ganglienpaar, das bei Phyllopoden und Cladoceren (und bei den Nauplien der Cirripedien) durch eine eigene Kommissur verbunden, am hinteren Ende der Schlundkonnektive liegt (Fig. 231, 241), findet sich in anderen Unterordnungen weiter vorne an den Konnektiven (Fig. 242) und wird schließlich dem Gehirn einverleibt. Wenn man mit Gehirn also den vor dem Schlunde gelegenen Teil des Nervensystems bezeichnet, so umfaßt es bei Phyllopoden, Cladoceren, Copepoden außer einer medianen Region nur zwei paarige Regionen: die Lobi optici (die bei Arten ohne Komplexaugen verkümmern) und die Ganglia antennularia, jene auch Protocerebrum (Vorderhirn), diese Deuterocerebrum (Zwischenhirn) genannt. Bei den Ostracoden, Branchiuren, Leptostraken und Malacostraken kommen zu diesen Regionen noch die Ganglia antennaria als Tritocerebrum (Hinterhirn) hinzu. Vom medianen Hirnteil werden das Becherauge und die Frontalorgane, vom Protocerebrum die Komplexaugen innerviert; dicht hinter jedem Lobus opticus geht öfters ein N. oculomotorius ab; im Deuterocerebrum wurzeln die Nerven für die Muskeln der Antennulen und dahinter die für ihre Sinnesorgane, und vom Tritocerebrum entspringen die N. antennarii und tegumentarii.

Die Homonomie der Antennenganglien mit denen der Bauchkette ergibt sich aus dem eben Angeführten, und auch die der Antennulenganglien ist kaum zweifelhaft; dagegen dürften die Lobi optici kein homonomes Glied dieser Reihe sein. Denn aus der oben (S. 35) vertretenen Ansicht, daß die Augenstiele Reste einer präantennularen Gliedmaße sind, folgt nicht, daß die L. optici das segmentale Ganglienpaar dieser Gliedmaße seien; da die Ontogenese diese Lobi als sekundäre Gebilde kundzugeben scheint, muß man annehmen, daß die segmentalen Ganglien der Präantennulen unterdrückt sind; doch mögen Reste davon in den Ganglienzellen enthalten sein, in denen der N. oculomotorius wurzelt; auch wird das Ganglienpaar, das bei Embryonen von Astacus (Hummer) und Jaera zwischen den Ganglienanlagen der L. optici und denen der Antennulenganglien gefunden wurde und später mit den folgenden Gehirnganglien verschmilzt, als das segmentale Ganglienpaar der Präantennulen zu deuten sein.

Die Größe der Lobi optici hängt von der Ausbildung der Komplexaugen ab: während sie bei deren Rückbildung (Höhlentiere) oder völligem Mangel klein sind oder fehlen, strecken sie sich zu gut ausgebildeten Augen weit aus dem Gehirn hervor und schwellen distal zu einem bei den Podophthalmen im Augenstiel gelegenen Wulste an. — Der Ganglienwulst an der ventralen Seite des Gehirns, aus dem der Antennulennerv hervortritt, wird auch als Lobus olfactorius bezeichnet.

Auch im Bauchmark ist die transversale Annäherung der Ganglien und die Verschmelzung der beiden Ganglien eines Paares zu einem Doppelganglion die Regel. Die breiten (zudem doppelten) Kommissuren, die für die meisten Phyllopoden (Fig. 231) so charakteristisch sind, finden sich nur noch bei den Cladoceren (Fig. 241) und einigen Ostracoden wieder, während die Paarigkeit der Ganglien

bei den übrigen Entomostraca aufgehoben ist: getrennte Konnektive haben unter diesen nur noch die Cirripedia pedunculata (Fig: 232). Unter den Malacostraca erinnert das Nervensystem der Anisopoden (Fig. 234) noch am meisten an den Strickleitertypus; sonst sind die beiden Ganglien jedes Paares nur unvollkommen oder gar nicht gesondert, während die Selbständigkeit der beiden Konnektiv-Stränge öfters erhalten bleibt (am wenigsten bei Leptostraca, Fig. 236, und Decapoda, Fig. 240, 248).

Eine viel größere Mannigfaltigkeit der Abstufung als die transversale Annäherung der beiden Längskomponenten des Bauchstranges zeigt natürlich die longitudinale Annäherung und Verschmelzung ihrer Ganglien, mit der außerdem ein völliger Ausfall von Ganglien verbunden sein kann. Die Zurückführung der Ganglienzahl, die wir in den einzelnen Gruppen vorfinden, auf die nirgends erreichte Zahl der Phyllopoda und eine Homologisierung der Ganglien nicht bloß innerhalb, sondern auch zwischen den einzelnen Unterordnungen geht nun von den gleichen Voraussetzungen aus, aus denen wir oben (S. 17) die Homologisierung der Gliedmaßen ableiteten. Im allgemeinen (Ausnahmen z. B. innerhalb der Copepoda) folgt die Verkürzung der Konnektive und die longitudinale Annäherung der Ganglien der Verkürzung und Verschmelzung der Metamere des Körperstammes, und Ganglien werden klein und fallen aus, wo die zugehörigen Gliedmaßen sich zurückbilden und ausfallen. So hat sich das auf die Phyllopoden vererbte Bauchmark der Protostraca bei den übrigen Entomostraken durch Ausfall von Ganglien viel stärker verkürzt als bei den Leptostraca und den Malacostraca, die mit Ausnahme der Decapoda brachyura (und parasitischer Arten) ein langgestrecktes und reich gegliedertes Bauchmark besitzen.

Abgesehen von Phyllopoden und den meisten Cladoceren finden wir überall an das Mandibelganglion die Ganglien der folgenden Gliedmaßen herangerückt und meistens mit ihm verschmolzen. Die dadurch entstehende sogenannte Hinterschlundmasse umfaßt in den einzelnen Ordnungen eine sehr verschiedene Zahl von Ganglien. und im extremen Fall können sämtliche Ganglien des Bauchstranges in ihr vereinigt sein (Cirripedia operculata, Branchiura, Decapoda brachyura, Corycaeidae, Fig. 233, 246, 248, 245).

Für alle Leptostraca und Malacostraca kann man die Zahl 17 als Ausgang für die Vergleichung der bei den einzelnen Ordnungen auftretenden Ganglienzahlen annehmen, und zwar je 1 für Mandibel und die beiden Maxillenpaare, 8 für die 8 Thoracopodien und 6 für die Pleopodien; Spuren eines 7. Pleonganglions treten zuweilen auf (Leptostraca, Anisopoda, Isopoda). Dieser Zahl am nächsten kommen die Anisopoden, Sympoden, Schizopoden und Dichelopoden (Fig. 234, 235), wo auch die zusammengerückten Ganglien der Mandibeln, Maxillen und der vordersten Thoracopodien durch mediane Lücken getrennt sind, und die Anomostraken (Fig. 237), wo nur die 3 Ganglien der Mandibeln und beider Maxillen verschmolzen sind: die Zahl von 17 Ganglien läßt sich auch bei den Leptostraca (Fig. 236) und Stomatopoda (Fig. 239) unterscheiden, doch sind bei jenen zwischen den vordersten 12 die Konnektive verschwunden, und bei diesen die vordersten 8 noch enger zu einer Hinterschlundmasse vereinigt. Die schon innerhalb der Dichelopoden und Schizopoden nicht ganz konstante Zahl der Ganglien variiert bei den Arthrostraken und noch

mehr bei den Decapoden. Bei manchen Isopoden in der Höchstzahl vorhanden, wenn auch in der Mundgegend nicht gut gegeneinander abgegrenzt, werden die Bauchganglien bei anderen durch Verschmelzung sowohl am vorderen wie am hinteren Abschnitt auf etwa 8 reduziert (Fig. 247). Aehnlich verhalten sich die Amphipoden (Fig. 243), deren Bauchstrang aber nie über 12 getrennte Ganglien unterscheiden läßt. Bei den Decapoden (Fig. 240, 248) endlich werden fast stets wenigstens die Ganglien der vordersten 3 Thoracopodien in die Hinterschlundmasse aufgenommen, oft auch die der übrigen Thoraxbeine; die Pleonganglien der Brachyuren, bei der Zoea noch deutlich und vollzählig, verschwinden vom Megalopastadium an. — Unter den medianen Lücken, welche als Reste des Zwischenraumes zwischen den Konnektiven bei der Verschmelzung von Ganglien übrig bleiben, sind die in der Mundgegend bemerkenswert, weil bei Entomostraca und Malacostraca durch sie Muskeln hindurchtreten, und ferner die Löcher zwischen den Ganglien der hinteren Thoracomere, durch die bei Decapoden, Schizopoden und Dichelopoden die Arteria descendens an die A. subneuralis gelangt (Fig. 228, 250).

Fig. 250. **Stylocheiron** ♀, Cephalothorax lateral (nach Chun). *ac* Arteria lateralis cephalica, *ad* Art. descendens, *ao* Art. ophthalmica, *aor* Aorta, *ap* Art. dors. pleica, *as* Art. subneuralis, *av* Art. lat. viscerum, *c* Herz, *ce* Gehirn, *cf* Stirnherz, *cö* Mitteldarmcoeca, *at8* Art. lat. thoracica 8, *i* Darm, *lo* Lobus opticus, *nal* Antennulennerv, *nan* Antennennerv, *od* Ovidukt, *ös* Oesophagus, *ov* Ovar, *ph* Leuchtorgan, *ra* Antennenniere, *sc* Kaumagen, *t1*, *t6* 1., 6. Thoracopod.

Es wurde oben der Uebersiedelung des Ganglienpaares der Antennen vom hinteren Ende der Schlundkonnektive nach dem vorderen Ende, seiner Umwandlung aus einem Hinterschlundganglion in einen Hirnteil (Tritocerebrum) gedacht. Was wird nun bei diesem Vorgang aus der Kommissur, die die beiden Antennenganglien verbindet? Nach Feststellungen an Ostracoden, Leptostraken, Decapoden etc. bleibt sie hinter dem Schlunde als Hinterschlundkommissur (Fig. 231, 234 etc., *cmo*) bestehen, denn die Fasern dieser Kommissur treten in die Schlundkonnektive ein und ziehen in diesen zum Tritocerebrum (was aber nicht ausschließt, daß die beiden Antennenganglien auch im Gehirn durch neuerworbene Kommissurfibrillen miteinander verbunden werden). Die Hinterschlundkommissur bleibt nun bei Ostracoden, Leptostraken, Anisopoden, Isopoden (Fig. 244, 236, 235, 247) selbständig, durch ein medianes Loch von der Mandibel-

kommissur gesondert (nur bei Copepoden, Branchiuren, Cirripedien, wie es scheint auch bei Amphipoden, gibt es keine gesonderte Hinterschlundkommissur), und sie ist bei den Dichelopoden ein wenig (wie es wenigstens scheint, Fig. 234), bei den Decapoden und Stomatopoden (Fig. 240, 239) aber weit von ihr ab nach vorne gerückt. Ob aber die Hinterschlundkommissur eine reine Kommissur der Antennenganglien geblieben ist oder ob sie Elemente der Visceralkommissur (s. u.) aufgenommen hat, ist noch näher zu untersuchen; bei Decapoden und Stomatopoden enthält sie jedenfalls Fibrillen von Schlundnerven, die in den paarigen Visceralganglien wurzeln, und so könnte die bisher nur bei Phyllopoden und Cladoceren gesondert aufgefundene Visceralkommissur in anderen Unterordnungen mit der Hinterschlundkommissur verschmolzen sein.

Da die aus dem Zentralorgan austretenden Nerven (es gehen außer den Hauptnerven für Muskeln von Stamm und Gliedmaßen und für Sinnesorgane noch überall kleinere Nerven für andere Organe ab) in den Ganglienzellen wurzeln, ist ihre Austrittsstelle gewöhnlich da, wo diese Zellen sich zu Ganglien anhäufen. Oefters aber wird ihre Austrittsstelle an die Konnektive verlegt (wie z. B. die der Pleonnerven vieler Decapoden, die nur zum Teil vom Ganglion, zum Teil aber dahinter abgehen, Fig. 240, die der Mandibelnerven von Phronima etc.), indem ein Nerv mit dem Konnektiv, mit dem er gemeinsam in dem gleichen Ganglion wurzelt, eine Strecke weit vereinigt bleibt, ehe er sich von ihm ablöst. Eine solche Verlegung der Austrittsstelle nehmen wir auch für den vorderen Mandibelnerven der Stomatopoden und Decapoden an (Fig. 240, 248, 239), der sich von den Schlundkonnektiven am Visceralganglion ablöst, und für den Antennulanerv von Apus, der weit hinter dem Deuterocerebrum (bei adulten Tieren weiter hinten als bei Larven), in dem er wurzelt, von den Schlundkonnektiven abgeht.

Die Existenz von Neurochordsträngen oder riesigen Nervenröhren bei Decapoden und Stomatopoden wird bestritten.

Das zentrale Nervensystem entwickelt sich aus einem Paar von Längswülsten des Ektoderms; die Ablösung der Nervenzellschicht von der Hypodermis des Integuments beginnt erst nach Absolvierung des Naupliusstadiums. Die Gliederung des postoralen Teiles des Nervensystems in Ganglien schreitet von vorn nach hinten fort; sie und die Wiederverschmelzung der Ganglien geht im allgemeinen parallel mit der Abschnürung und Wiederverschmelzung der Stammsegmente, soweit diese Träger von unverkümmerten Gliedmaßen sind. Der vordere Abschnitt des Nervensystems der Leptostraken und Malacostraken legt sich in Form von 3 Paar Ganglien an, aus denen die Lobi optici der Komplexaugen und die Gehirnganglien für die Antennulen und Antennen entstehen: doch tritt, wie schon erwähnt, zwischen den beiden vordersten Paaren ein später sich mit den Antennulenganglien vereinigendes Ganglienpaar auf, das wir auf die Präantennula (Augenstiel) bezogen (S. 102). Am Metanauplius von Copepoden (Calaniden, Fig. 309, 311, Asterocheriden) wurde eine paarige, den Lobi optici gleichende Wucherung des Gehirns beobachtet, die sich erst spät von der Hypodermis loslöst und dann einschrumpft: eine Stütze für die Annahme, daß die Protostraken Komplexaugen besaßen.

Viscerales Nervensystem. Außer Gehirn und Bauchstrang, deren Nerven besonders die Muskeln des Rumpfes und der Glied-

maßen und die Sinnesorgane innervieren, besitzen die Crustaceen ein System von Ganglien und Nerven, unter deren vorwiegendem Einfluß Darm, Herz und andere Eingeweide stehen. Zu diesem sympathischen oder visceralen System gehört auch eine Anzahl von Elementen, auf die hier nicht eingegangen werden soll: Nerven, die von verschiedenen Stellen des Bauchmarks direkt an die Eingeweide gehen, und Gruppen von Ganglienzellen und Nervenplexus an den Eingeweiden, in der Hypodermis und an anderen Orten, denen sogar eine segmentale Anordnung zugeschrieben wird. — Die beiden Hauptbestandteile des visceralen Nervensystems, die hier behandelt werden sollen, liegen im vorderen und im hinteren Teile des Körperstammes: ob ein dritter, der Nervus intermedius, wirklich dazu zu rechnen ist, ist zweifelhaft.

In der vorderen Abteilung des Visceralsystems scheint der Lippenring das Wesentliche zu sein (Fig. 231, 239, 240, 241, 249). Er besteht aus einem Paar Visceralganglien (*gvp*) an der medioventralen Seite der hinteren Hälfte der Schlundkonnektive und aus jederseits einem (oder zwei) Ringnerven (*nl*), der in dem paarigen Visceralganglion wurzelt, um den Schlund herumzieht und sich vor diesem mit dem Ringnerven der Gegenseite in einem unpaarigen Ganglion, dem Lippenganglion (*gl*), vereinigt. Dieser Ring dürfte sich wohl bei allen Unterordnungen vorfinden und ist bei der Mehrzahl von ihnen nachgewiesen. Bei Phyllopoden und Cladoceren werden die beiden paarigen, den Antennenganglien ventral aufliegenden Visceralganglien durch eine gesonderte, ventral von der Kommissur der Antennenganglien liegende Visceralkommissur (*cmv*) verbunden, die bei Limnadia sogar aus 2 miteinander anastomosierenden Strängen besteht. Diese Visceralkommissur wurde in anderen Unterordnungen nicht beobachtet: entweder ist sie dort zurückgebildet oder mit der Hinterschlundkommissur der Antennenganglien verschmolzen (s. oben S. 105).

Zu diesen Bestandteilen des vorderen Visceralsystems kommen nun noch zwei weitere: ein unpaariges Ganglion, das G. stomatogastricum (*gvi*), und ein Verbindungsnerv der unpaarigen Ganglien mit dem Gehirn, der N. cerebrovisceralis (*ncv*). Die Copepoden (Diaptomus) sind die einzigen Entomostraken, bei denen diese Elemente bisher gefunden wurden. Den Malacostraken sind sie vielleicht durchweg eigen, wenn auch über Sympoden, Schizopoden, Dichelopoden, Anomostraken und Amphipoden keine oder ungenügende Angaben vorliegen. Bei den Isopoden scheint das G. stomatogastricum mit dem Lippenganglion zusammenzufallen; bei den anderen untersuchten Malacostraken aber liegt es anterodorsal vom Lippenganglion und ist mit ihm durch den (bei Leptostraca und Anisopoda allerdings noch nicht nachgewiesenen) N. visceralis impar verbunden. Am reichsten ausgebildet und am besten bekannt ist das vordere Visceralsystem der Decapoden (Fig. 240, 249). Hier sind die G. visceralia paria (*gvp*) weit nach vorne, öfters bis zur Mitte der Schlundkonnektive und selbst darüber hinaus gerückt, so daß sie zu beiden Seiten des Oesophagus, noch etwas vor der Hinterschlundkommissur (*cmo*) liegen; von dieser Kommissur geht nach vorne an den Schlund ein Nervenpaar, dessen Fasern in den Zellen der paarigen Ganglien wurzeln. Der Lippenring ist doppelt (was an Limnadia erinnert); von jedem paarigen Ganglion entspringt ein hinterer und ein vorderer Ringnerv (*nl*); vom unpaarigen Lippenganglion des hinteren Ringes geht der N. visceralis

impar (*nvi*) zu dem des vorderen Ringes, setzt sich über die Vorderfläche des Magens fort, begibt sich zum G. stomatogastricum (*gvi*) und zieht noch weiter über die Dorsalfläche des Magens hin, ehe er sich gabelt. Von den Ringnerven, dem N. visc. impar und den unpaarigen Ganglien gehen Nervenäste an Magen, Darm, Darmcoeca, Herz (das außerdem von den Thoraxganglien innerviert wird), Arterien, Genitalorgane (aber nie an Gliedmaßen), und auch von den paarigen Ganglien geht (außer den beiden Ringnerven und dem nicht in ihnen wurzelnden vorderen Mandibelnerv) jederseits ein Nerv an die lateralen Magenwände. Der N. cerebrovisceralis (*ncv*) verbindet das unpaarige Ganglion des hinteren Lippenringes mit dem Gehirn, in das er zwischen den Konnektiven (*cno*) eintritt. — Aehnlich ist das System bei den Stomatopoden (Fig. 239); doch entspringt der Lippenring mit einfachen Wurzeln aus den paarigen Ganglien (*grp*), und der N. cerebrovisceralis (*ncv*) geht nicht vom Lippenganglion, sondern vom G. stomatogastricum (*gvi*) ab.

Die hintere Abteilung des visceralen Nervensystems besteht bei Malacostraken (Isopoda, Stomatopoda, Decapoda) aus Nerven, die vom letzten Ganglion des Bauchstranges oder von den terminalen Nerven dieses Ganglions abgehen; unter diesen den Enddarm versorgenden Visceralnerven ist auch einer, der sich nach vorn wendet und, mit dem Nerven der Gegenseite anastomosierend, bis vor den Kaumagen reichen kann. Von Entomostraken wurden Phyllopoden und Cladoceren untersucht. Ein Enddarmplexus wird bei Artemia und Branchipus beschrieben, aus dem auch Fasern nach vorne über den Mitteldarm hinausziehen; bei Limnadia wird der Plexus von Zweigen der beiden kaudaden Ausläufer der Bauchkette gebildet (Fig. 231 *nv*). Zu beiden Seiten der Darmbeuge von Daphnia liegt ein visceraler Plexus, in dem ein vom letzten Bauchganglion entspringender Nerv sich verzweigt und in dem zugleich ein von vorne aus der Antennenregion herkommender, Herz und Brutraum versorgender Nerv endigt; außerdem treten Zweige der Pleonnerven mit Enddarmganglien in Verbindung.

Der N. intermedius (RATHKEs unpaariger Nerv), der zwischen den Konnektiven der Bauchkette von Ganglion zu Ganglion zieht, wurde bei Gigantocypris, wo er die Ganglienzellen der Querkommissuren der hintersten beiden Ganglien verbindet und sich nach vorne fortsetzt, und bei Cirripedien (Fig. 232 *ni*) zwischen sämtlichen Bauchganglien der Pedunculata beobachtet; seine caudade Fortsetzung über das hinterste Ganglion hinaus findet sich auch bei den Operculata. Unter den Malacostraken besitzen den N. intermedius die Anisopoden (vom 2.—4. Thoraxganglion), Isopoden und Sympoden (Fig. 235, 247 *ni*).

Phyllopoda (ZADDACH 1841, SPANGENBERG 1875, 1878, PELSENEER 1885, SARS 1896a, SPENCER 1902, EKMAN 1903, NOWIKOFF 1905a). Fig. 231. Gehirn hufeisenförmig, seine Gestalt durch Lage und Ausbildung der paarigen Augen bedingt. Bauchmark strickleiterförmig; in jedem mit Gliedmaßen versehenen Metamer ein Paar Ganglien; Konnektive auch zwischen den Ganglien der Mundgliedmaßen lang; Kommissuren zuweilen länger als die (bei den Notostraca kurzen) Konnektive und doppelt, nur zwischen den Antennenganglien, die am hinteren Ende der Schlundkonnektive liegen und zwischen den Mandibelganglien einfach;

wo (besonders bei den Notostraca) die hinteren Beine immer winziger werden, rücken auch die immer kleiner werdenden Ganglien immer enger zusammen; wo die Gliedmaßen hinter dem Genitalsegment aufhören, sind die beiden Ganglienpaare (des zwei Metameren entsprechenden) Genitalsegmentes klein (*ge*), und die hintere Kommissur des hinteren Paares (Polyartemia ♂) oder beider Paare (Polyartemia ♀), oder selbst das hintere Ganglienpaar (Branchinecta) kann fehlen. Fortsetzung der beiden Längsstämme des Bauchmarks im beinlosen hinteren Rumpfteil zuweilen (Anostraca, Conchostraca) noch mit sehr kleinen Ganglienpaaren, deren vorderstes eine einfache, zarte Kommissur hat. — Der Antennulanerv ist bei den Notostraca eine Strecke weit mit dem Schlundkonnektiv vereinigt und geht erst weit hinter dem Gehirn von diesem ab; auch die Antennennerven treten nur zuweilen direkt aus dem Antennenganglion heraus (Apus, Limnadia, Nauplien von Estheria), öfters aber erst vom mittleren (Branchipus, Limnetis) oder vom vorderen Teil der Schlundkonnektive (Branchinecta, Eulimnadia). Ein starker Dorsalnerv geht vom Ganglion der 1. Maxille (Limnadia) zum Schalenschließmuskel. Außer den 1—3 Hauptnerven jedes Ganglions gehen vom Hirn und den Bauchganglien noch andere ab. — Die Visceralkommissur, bei Limnadia doppelt, bildet 2 mediane Lippenganglien; das vordere innerviert den Schlund, das hintere das Epistom; Lippenring bei Artemia schwach, bei älteren Apuslarven bereits durch ein medianes Lippenganglion geschlossen.

Cladocera (Klunzinger 1864, Weismann 1874, Claus 1876b, 1877a, Samassa 1891, Sars 1897, Cunnington 1903, Fischel 1908a, b). Fig. 229, 241. In wesentlichen Punkten den Phyllopoden ähnlich. Lobi optici mit gesonderten Wurzeln vom Gehirn abgehend, verschmelzen dann meistens mehr oder minder miteinander; N. opticus bei Leptodora bis zum Verschwinden verkürzt. Antennenganglion am hinteren Ende der Schlundkonnektive; aus ihm treten meistens (Daphnia, Polyphemidae, Leptodora) jederseits 2 Antennennerven aus, während bei Simocephalus der vordere Nerv von der Mitte der Konnektive und bei Sida beide Nerven vom Vorderende der Konnektive abgehen. Bauchmark verkürzt, aber meistens mit ziemlich langen Kommissuren, die zwischen den Ganglien der Beine (wenigstens des 1. und 2. Paares, bei manchen Polyphemidae und Daphnidae auch des 3., 4. und? 5. Paares) doppelt sind; bei adulten Leptodora schwinden indessen Kommissuren und Konnektive, und das Bauchmark bildet eine Masse, in der 6 Ganglienpaare nur bei jungen Tieren noch deutlich hervortreten. Die Antennenkommissur hinter dem Schlunde ist sowohl von der ventralen Visceralkommissur, wie von der (einfachen) Mandibelkommissur getrennt; zwischen dieser und den vordersten Thoracomeren-Kommissuren liegen noch 1—3 durch mediane Lücken getrennte Kommissuren. Vom letzten (4. oder 5.) Beinganglion geht jederseits ein besonderer Nerv in den Hinterrumpf und zu dessen Sinnesborsten. — Zu beiden Seiten des medianen Lippenganglions liegt bei Simocephalus noch ein laterales am Ringnerven.

Ostracoda (Claus 1891a, 1895b, Müller 1894, Daday 1895, Turner 1896, Lüders 1909). Fig. 244. Aus dem Gehirn, das bei den Arten ohne Seitenaugen wegen des Ausfalls der Lobi und Nervi optici klein ist, treten median die Nerven zum unpaarigen Auge (sie gehen bei den ganz augenlosen Halocyprididae zum Frontalorgan) und daneben zwei laterale Nerven aus, ein vorderer für die Antennulen (im 1. Gliede zum „Basalganglion" anschwellend) und ein hinterer für den Sinnesapparat

der Schale; jederseits zwei Antennennerven entspringen aus dem Uebergang des Gehirns in die Schlundkonnektive. Der den Schlund umgebende Teil des Nervensystems ist bei den Myodocopa so viel breiter und dicker als der hintere Abschnitt des Bauchmarks, daß dieser nur wie ein Anhängsel an jenem aussieht. Bei den Cyprididae sind die Ganglien von Mandibel und 1. Maxille, und bei den Halocyprididae mit ihnen auch die der 2. Maxille (Maxilliped) und des 1. Beins vereinigt bis auf geringe mediane Lücken, durch welche Muskeln treten können. Bei den Cyprididae folgen dann die deutlicher, zum Teil durch mediane Schlitze getrennten Ganglien der 2. Maxille (Maxillipeden) und des 1. und 2. Beines; dahinter trennen sich die Konnektive, um sich nochmals zu einem kleinen Ganglion zu vereinigen, das die Genitalorgane innerviert. Bei den Halocyprididae folgen auf die 4 zur Hinterschlundmasse verschmolzenen Ganglienpaare 2 Paare durch lange (einfache) Kommissuren und Konnektive verbundener Ganglien, so daß in diesem Endstück der Strickleitertypus hervortritt. Eine von der Mandibelkommissur geschiedene (wenn auch nur durch ein kleines Loch) Antennenkommissur hinter dem Schlunde fand sich bei Halocyprididae. Das Nervensystem von Gigantocypris ist bemerkenswert, weil der Schlundring nach vorn und besonders nach hinten ausgeweitet ist; dadurch sind die hinteren Hirn- und vorderen Bauchmark-Ganglien voneinander abgedrängt, so daß vorn die Ganglien und Abgangsstellen der Antennennerven, hinten die der Mandibel-, Maxillen- und selbst Maxillipedennerven auf die verlängerten Schlundkonnektive rücken; der folgende strickleiterförmige Teil der Bauchkette hat 4 Kommissuren und dahinter an jedem Längsstrang noch ein Ganglion.

Cirripedia (Hoek 1884, Delage 1886, Nussbaum 1890, Knipowitsch 1892, Aurivillius 1894, Gruvel 1894, 1899, 1905, Chun 1895—1896, Berndt 1903, 1907, Hoffendahl 1904). Fig. 232, 233. Bei den Thoracica (Poecilasma?) besteht das Gehirn aus 2 birnförmigen, durch eine dünne Kommissur verbundenen Ganglien, die nach vorne den dicken Antennulanerv (Stiel-, Mantelnerv) entsenden und nach hinten in die langen Schlundkonnektive übergehen. Aus der Hirnkommissur treten nach vorne ein Paar N. optici und der mediane N. gastricus (vagus) aus; diese Nerven bilden je 1 Ganglion und bleiben bei den Operculata bis zu diesem Ganglion vereinigt; hinten gehen Nerven von der Kommissur zum Epistom und von den Schlundkonnektiven zu Magen- und Rumpfmuskeln ab. Die Pedunculata haben einen Bauchstrang von 6 Ganglien, von denen die vorderen 5 durch getrennte Konnektive verbunden sind; bei den Operculata sind alle 6 zu einer Masse vereinigt, in der aber die Grenzen, wenigstens zwischen den vorderen 5, durch Furchen bezeichnet sind. Jedes Ganglion versorgt ein Cirrenbeinpaar, das vorderste außerdem Mundteile, Muskeln etc., das hinterste den Penis. Ein feiner dorsaler N. intermedius zieht vom 1. bis 6. Ganglion und hinter diesem an die Penisbasis. Das Nervensystem der Zwergmännchen (Scalpellum) ist einfacher: es besteht aus einem paarigen Gehirnganglion und nur einem Thoraxganglion, das mit jenem wahrscheinlich durch Konnektive verbunden ist. — Es ist einstweilen unmöglich, das Nervensystem der adulten Pedunculaten von dem ihrer Nauplien abzuleiten. Es besteht bei ihnen nur erst aus dem Schlundring. Das Gehirn ist aus 2 Paar Ganglien zusammengesetzt, jedes durch eine Querbrücke verbunden; zwischen beiden Brücken passieren Muskeln. Im vorderen Ganglienpaar, die als Lobi optici für die später erscheinenden Komplex-

augen bestimmt sein dürften, wurzeln die sogenannten Frontalorgane; der Brücke zwischen ihnen liegt das Becherauge auf. Der Antennulennerv (und dicht davor ein Epistomnerv) geht hinter den hinteren Hirnganglien und also schon vom Schlundkonnektiv ab; die Ursprünge der Antennennerven liegen hinter dem Oesophagus, durch eine besondere Kommissur verbunden; dann schließt sich der Schlundring und entsendet jederseits einen Mandibelnerv und einen Nerv caudad in den Rumpf.

Bei den Abdominalia hat Gehirn und Schlundring ähnliche Form wie bei den Thoracica; das Bauchmark besteht bei Cryptophialus aus 2 durch lange Konnektive verbundenen Ganglien, bei Alcippe aus einer ungegliederten Masse. Das Zwergmännchen von Alcippe hat ein aus 2 hintereinander liegenden Knoten bestehendes Ganglion, das nach vorne einen zu einem Ganglion anschwellenden N. opticus, nach hinten einen Nerven zum Penis abgibt. Dendrogaster scheint Cryptophialus zu gleichen. Die Rhizocephala (Fig. 281) haben nur 1 unpaariges Ganglion in der Nähe der Kittdrüsen, das höchstens 5 Nervenpaare und 1 hinteren unpaarigen Nerv abgibt.

Branchiura (Claus 1875 b, Leydig 1889). Fig. 246. Bauchstrang dick und kurz, ohne Kommissuren und Konnektive, durch Furchen in 6 Knoten geteilt, deren erster vom folgenden durch eine Lücke geschieden ist und Mandibel und vordere Maxillen innerviert. Antennenganglion dem Gehirn einverleibt.

Copepoda (Claus 1863 a, 1891 c, Haeckel 1864, Moebius 1875, Heider 1879, Hartog 1888, Richard 1892, Voigt 1892, Mrázek 1895, Giesbrecht 1899, 1900, Schott 1901, Steuer 1903). Fig. 242, 245. Bei den Gymnoplea ist das Nervensystem gestreckt und am deutlichsten gegliedert, aber der Bauchstrang hat auch bei ihnen nur schwache Ganglienknoten (höchstens 7—8) und ziemlich diffus verteilte Zellen (Zellbelag hört im 3., 4. oder 5. Thoracomer auf), und seine Paarigkeit ist nur angedeutet (2—3 mediane Lücken in der Gegend der Mundteile); Ganglien des 6. Thoracomers nie selbständig, und auch die vorgehenden 3—4 zuweilen ineinander übergehend; das Ende des Bauchstranges gabelt sich in den Hinterrumpf. Noch weniger deutliche Grenzen zwischen den Ganglien und noch weniger weit nach hinten reichenden Zellbelag haben Harpacticidae, Cyclopidae und einige Halbparasiten, wo der Strang schließlich schon in der Gegend des Maxillipeden in ein meist flaches, früher oder später sich gabelndes Band übergeht, das, obwohl ohne Zellbelag, bei Cyclops im 5. Thoracomer und im Genitalsegment je einen Knoten (mit Nerven zum rudimentären Bein und terminalen Genitalapparat) bildet. Während diese Arten immerhin noch einen Bauchstrang besitzen, ist bei den Isokerandria (auch bei gestreckten und vollständig segmentierten Arten) das ganze Nervensystem in einen länglichen, den Schlund enge umschließenden Ring verwandelt (Fig. 245), in dem die Grenzen zwischen Gehirn, Konnektiven und Bauchmark verstreichen, und von dem die Nerven nach allen Richtungen ausstrahlen; die beiden Nervenstämme für die Schwimmbeine gehen von dem Ringe entweder lateral (Corycaeidae), oder nahe der Mediane (Caligidae, Lernanthropus, Begattungsstadium der Lernaeidae) ab, oder sie kommen aus einer gemeinsamen Wurzel (Synapticola), und in diesem Fall entsteht eine Uebergangsform zwischen dem ringförmigen Nervensystem und dem der anderen Podoplea. Von dem infolge des Mangels paariger Komplexaugen sehr vereinfachten Gehirn geht vorne der mediane, zuweilen zweiwurzlige Augennerv, das Nervenpaar zum Frontalorgan und lateral der

starke, zuweilen mit Basalganglion versehene Antennulennerv ab; der Antennennerv tritt in der Mitte der Schlundkonnektive oder auch davor aus; eine gesonderte Antennen- oder Visceralkommissur hinter dem Schlunde wurde nicht beobachtet. — Bei Diaptomus gehen die Nerven des Lippenringes in gleicher Höhe mit den Antennennerven von den Schlundkonnektiven ab, endigen in submedianen Ganglienzellen im Epistom, und diese verschmelzen mit einem unpaarigen Visceralganglion, das ein unpaariger Nerv mit dem Gehirn verbindet.

Leptostraca (Claus 1888). Fig. 236. Der Bauchstrang hat 3 + 8 + 6 distinkte, wenn auch in Kopf und Thorax dicht aufeinander gedrängte Ganglien (ein 7. Pleonganglion wird angelegt, verschwindet aber bei den Adulten); Paarigkeit der Ganglien verwischt; Konnektive im Pleon ziemlich lang, zum Teil getrennt. Hinterschlund-(Antennen-) Kommissur von der Mandibelkommissur durch eine mediane Lücke getrennt; hinter der Mandibelkommissur ein zweites medianes Loch für den Durchtritt eines Muskels. Zahl der Hauptnerven jedes Bauchganglions: in Kopf und Thorax 2, in den ersten 4 Pleonsegmenten 3, in den letzten beiden 1. — Das paarige Visceralganglion liegt an der medianen Fläche des hinteren Teils der Schlundkonnektive.

Anisopoda (Blanc 1884, Claus 1887b). Fig. 235. Die Bauchkette zeigt noch deutlich den Strickleiterbau, wenn die Kommissuren zwischen den Ganglien auch nur kurz sind. 3 + 8 + 6 Ganglien mit langen Konnektiven in Thorax und Pleon; das 6. Pleonganglion, ontogenetisch aus wenigstens 2 entstanden, verschmilzt bei Tanais mit dem 5. Die Hinterschlund- (Antennen-) Kommissur durch eine (paarige) Lücke von der Mandibelkommissur getrennt; auch zwischen den Kommissuren der beiden Maxillen und der Maxillipeden mediane Lücken; Mandibelganglien laterad auseinander auf das hintere Ende der breiten Schlundkonnektive gerückt. — Paariges Visceralganglion am hinteren Ende der Schlundkonnektive.

Isopoda (Leydig 1864, Sars 1867, Dohrn 1870c, Bellonci 1882, Huet 1883, Weber 1884, Beddard 1884, Giard & Bonnier 1887, Packard 1889, Hoek 1893, Mc Murrich 1895, Nemec 1895—1896, 1896, Miethe 1899, Dollfus & Viré 1905, Hewitt 1907). Fig. 247. Gehirn und Bauchstrang bei manchen Arten (Sphaeroma, wo sich noch ein kleines 7. Pleonganglion findet, und Glyptonotus, wo wie bei anderen augenlosen Arten die Lobi optici sehr reduziert sind) ähnlich wie bei Apseudes, nur sind in der Gegend der Mundgliedmaßen die Gangliengrenzen weniger deutlich. Bei vielen anderen Arten ist der Bauchstrang verkürzt und die Konnektive zwischen den Ganglien geschwunden, besonders im vordersten und hintersten Abschnitt, während das 2.—8. Ganglienpaar des Thorax paariges Aussehen und lange, getrennte Konnektive hat (außer bei Gnathia, deren Nervensystem auch sonst abweicht). Am stärksten verkürzt ist der Bauchstrang unter den freilebenden Arten bei Asellus und den Oniscidae, wo die Pleonganglien zu einer an das letzte Thoraxganglion ohne Konnektive angefügten Masse verschmelzen. Auch bei Bopyridae sind noch 7 Thoraxganglienpaare vorhanden, an deren letztes sich das einzige Pleonganglion anschließt; doch sind mit dem vordersten (2.) Thoraxganglion alle vorhergehenden bis zum Schlunde verschmolzen, und die Bauchkette endigt bereits im 3. Thoraxsegment. Bei den Entoniscidae ist zudem die Paarigkeit des Bauchstranges fast aufgehoben und die Zahl seiner Ganglien auf 2 Thorax- und 1 weit von ihnen entferntes Pleon-Ganglion reduziert.

Amphipoda (Claus 1879, 1887a, Wrześniowsky 1879, Mayer 1882, Della Valle 1893, Garbowski 1896, Vester 1900, Woltereck 1903). Fig. 243. Bauchmark am reichsten gegliedert bei den Gammaroidea, mit höchstens 12 getrennten Ganglien; immer sind die Ganglien vom Mandibel- bis zum 1. Thorax-, selten (Leucothoe) 2. Thoraxganglion verschmolzen; die freien Thorax- und die 4 (selten 3, Goplana) freien Pleonganglien haben lange, gut getrennte Konnektive. — Bei den Hyperioidea ist die Paarigkeit der Bauchkette meistens völlig aufgehoben; außerdem verschieben sich die hinteren Ganglien nach vorne, und es treten Verschmelzungen ein, indem in die Hinterschlundmasse von den 7 freien Ganglien der Gammaroidea eines (Hyperia, Scina, Thaumatops) oder 2 (Vibilia, Oxycephalidae, Phronimopsis) oder 3 (Phronimopsis) aufgenommen werden, indem ferner die letzten beiden (Oxycephalidae) oder selbst die letzten 4 Thoraxganglien (Phronimopsis) bis zum Verschwinden der Konnektive aneinander rücken, und indem endlich das 4. Pleonganglion sich dem 3. nähert oder mit ihm verschmilzt. So kann die Zahl der getrennten Ganglien des Bauchstranges reduziert werden auf die Hinterschlundmasse, 4 Thorax- und 3 Pleonganglien. Bei Phronima ist die Austrittsstelle der Mandibelnerven weit vorwärts auf die Schlundkonnektive gerückt; das letzte Pleonganglion geht hier ontogenetisch aus 3 Knoten hervor. — Die Laemodipoda haben paarige Konnektive der Bauchkette, und auch die Zahl der Thoraxganglien ist kaum geringer als bei den Gammaroidea: es folgen auf die Hinterschlundmasse 7 gesonderte Ganglien, von denen das 1. freilich der Masse dicht anliegt und mit ihr verschmelzen kann. Dagegen sind die Pleonganglien sehr reduziert: es liegen bei Caprella 3 (bei jungen Tieren 4) Paar Knötchen auf der Rückenfläche des letzten Thoraxganglions. — Bei Caprella geht jederseits ein (visceraler?) Nerv aus dem Schlundkonnektiv ins Epistom; ferner entspringt jederseits ein feiner Nerv vom Uebergang des Gehirns ins Schlundkonnektiv; dies Nervenpaar bildet ein Ganglion dorsal vom Magen, das nur nach vorne einen medianen Nerven an den Pharynx schickt.

Anomostraca (Smith 1909). Fig. 237. Schlundring kurz. Auf die Hinterschlundmasse (Ganglien von Mandibel, 1. und 2. Maxille) folgen 8 + 6 Ganglien mit paarigen Konnektiven.

Sympoda (Sars 1887b, 1899—1900). Fig. 238. Vorderer Abschnitt des Nervensystems unzureichend bekannt. Bauchmark mit 16 Ganglien (Ganglien von Mandibel und 1. Maxille wohl verschmolzen), mit paarigen Konnektiven: den 8 Ganglien der Thoracopodien gehen 2 enger zusammengerückte Ganglien für die beiden Maxillen voraus, und es folgen 6 kleine Pleonganglien. Vom vorderen Ende der Schlundkonnektive soll ein dicker Nerv posterodorsad ziehen und Mandibelmuskeln, Magen und Herz innervieren.

Schizopoda und Dichelopoda (Sars 1867, 1885a, Chun 1895—1896). Fig. 234, 250. Von den 17 Ganglien des Bauchstranges sind zuweilen (Boreomysis, Euphausia) auch die vorderen distinkt, wenn auch fast ohne Konnektive; durch Verschmelzung der vorderen Ganglien reduziert sich die Zahl auf 16 (Mysis), 14—15 (Gnathophausia) und 13 (Eucopia, wo auch die letzten beiden Thoraxganglien verschmelzen sollen). Die Konnektive der Thoraxganglien, schon bei Mysis ziemlich kurz, verschwinden bei Stylocheiron, wo die 10 Ganglien der Mund- und Thorax-Gliedmaßen wie die Perlen einer Schnur enge aufeinander folgen. Auch die überall vollzähligen 6 kleinen Pleonganglien haben paarige

Konnektive. Hinterschlundkommissur wie es scheint von der Mandibelkommissur durch einen breiten Zwischenraum getrennt.

Decapoda (Krieger 1880, Bouvier 1889, Friedländer 1889, Cano 1893a, Koenig 1895, Rosenstadt 1896a, Bethe 1896, Owsjannikow 1900, Borradaile 1901, Halpern 1903, Police 1908, Pearson 1908). Fig. 228, 240, 248, 249. Die Gesamtform des Nervensystems wechselt in weiten Grenzen zwischen einem langgestreckten, reichgegliederten Strange und einer nach vorne zusammengedrängten Masse; nur die Konnektive des Schlundringes sind überall lang und dünn; sie sind durch eine Hinterschlundkommissur verbunden, die hinter den Visceralganglien und weit vor den Hinterschlundganglien liegt. Fast bei allen Arten verschmelzen die Ganglien von den Mandibeln bis wenigstens zum letzten Maxilliped zur Hinterschlundmasse (nur bei den Sergestidae bleibt das Ganglion des 3. Maxillipeden von der Masse durch ein unpaariges Konnektiv getrennt), deren Gliederung äußerlich noch an den Wülsten kenntlich sein kann, aus denen die Hauptnerven hervorgehen. Bei Astacidae und Thalassinidae ist diese Hinterschlundmasse mit dem Ganglion des Scherenbeins, und die Ganglien der übrigen Thoracopodien untereinander durch ziemlich lange Konnektive verbunden; bei den Loricata rücken die Ganglien der 5 letzten Thoracopodien schon näher an die Hinterschlundmasse und vereinigen sich mit ihr bei den Eucyphidea (bei den Sergestidae mit dem Ganglion des 3. Maxillipeden, wobei sich die 5 Knoten der jungen Tiere auf 3 reduzieren). Das 1. Pleonganglion wird bei den Anomura in die Schlundmasse aufgenommen, die bei ihnen aber noch eine gestreckte Form haben kann, und bei den Brachyura (ausgenommen die Dromiiden) werden die Pleonganglien im Laufe der Larvenentwickelung rückgebildet und auf ein (zuweilen noch durch Furchen unvollkommen gegliedertes) Anhängsel der spindel- bis scheibenförmigen Hinterschlundmasse reduziert, das hinten in ein Nervenbündel ausgeht. Aeußerlich paarige Ganglien und getrennte Konnektive finden sich für die hinteren 5—6 Thoracopodien nur bei Astacidae und Thalassinidae, für die Pleopodien bei diesen, bei Sergestidae und Anomura, während der Strang im Pleon der Loricata und Eucyphidea ein durchaus unpaariges Aussehen hat und seine Ganglien nur schwach hervortreten läßt. Der Spalt zwischen den Konnektiven der Ganglien des 6. und 7. Thoracopods erhält sich als medianes Loch bei den meisten Decapoden mit verschmolzenen Thorax- und Pleon-Ganglien, um die Arteria descendens hindurchtreten zu lassen; nur bei manchen Brachyuren (Xantho, Maja, Pisa etc.) fehlt dies Loch den adulten Tieren, während bei Pagurus davor noch 2 kleinere Löcher für den Durchtritt von kleineren Arterien vorhanden sind. — Aus dem Gehirn treten außer den gestielten Ganglia optica und den Nerven für Antennulen und Antennen, noch kleinere Nerven aus: der N. oculomotorius dicht hinter den Opticumstielen und der N. tegumentarius dorsal vom Antennennerv. Die Zahl der aus dem Bauchmark austretenden Hauptnerven (für die Mundteile je 1, für die folgenden Gliedmaßen 2—3, für das letzte Ganglion mehr) entspricht der Zahl der freien oder verschmolzenen Ganglien: doch können bei Brachyuren die Nerven für benachbarte Gliedmaßen zusammen aus gemeinsamer Wurzel hervorgehen. Bemerkenswert ist, daß außer dem vorn aus der Hinterschlundmasse austretenden Mandibelnerven noch ein zweiter Nerv an die Mandibelmuskeln geht, der aus dem Visceralganglion der Schlundkonnektive austritt (ohne daß seine Fasern in dessen Zellen wurzeln).

Stomatopoda (Bellonci 1878, Friedländer 1889, Jurich 1904, Police 1909). Fig. 239. Die auf die langen, dünnen Schlundkonnektive folgende gestreckte Hinterschlundmasse läßt 8 Ganglien unterscheiden; dann folgen 3+6 Ganglien von undeutlich paarigem Bau und mit paarigen Konnektiven. Das Nervensystem älterer Larven ist ähnlich. Hinterschlundkommissur weit vor der Mandibelkommissur; der vordere Mandibelnerv geht vom paarigen Visceralganglion ab.

VI. Sinnesorgane.

1. Augen.

Die Crustaceen haben Augen von zweierlei Typus: Becheraugen und Komplexaugen. Das Becherauge ist fast immer ein medianes, mit dem medianen Teil des Vorderhirns verbundenes Organ, wird schon im Embryo ausgebildet und funktioniert bei den jüngsten Larvenstadien aller Entomostraken und vieler Decapoden, Dichelopoden und Stomatopoden; es erhält sich als definitives und öfters einziges Auge bei den Entomostraken und in reduziertem Zustande auch bei den eben genannten Malacostraken. Die Komplexaugen sind dagegen meistens laterale, in einem Paar vorhandene Organe, die nur selten (Cladoceren, Sympoden, einige Amphipoden) zu einem Medianauge verschmelzen; sie erscheinen in der Ontogenese später als das Becherauge, fehlen einigen Entomostraken (Copepoden, Cirripedien und den meisten Ostracoden) im erwachsenen Zustande, treten bei Cirripedien (andeutungsweise auch bei Copepoden) transitorisch während der Ontogenese auf und sind bei Phyllopoden, Cladoceren, Branchiuren, Leptostraken und Malacostraken das Hauptsehorgan der adulten Tiere. Die Becheraugen liegen im Kopfe selbst, die Komplexaugen der Edriophthalmen ebenfalls, die der Podophthalmen in beweglichen Stielen.

Aus dem sehr verbreiteten Vorkommen des Becherauges, seinem frühzeitigen Auftreten in der Ontogenese und seiner Aehnlichkeit mit dem Auge von Plathelminthen ist zu schließen, daß es nicht erst die Crustaceen, sondern schon die Protostraken von ihren Vorfahren überkommen haben; aber auch die Komplexaugen zeigen bei den Crustaceen eine solche Verbreitung und eine solche Einförmigkeit in den wesentlichen Strukturverhältnissen, daß sie nicht von den einzelnen Krebsgruppen besonders erworben, sondern von den Protostraken her ererbt sein dürften.

Das Becherauge (X-förmiger Augenfleck, Stirnauge, Medianauge, unpaariges Auge, Nebenauge, Entomostrakenauge, Naupliusauge) hat seinen Namen daher, daß die rezipierenden Zellen (Sehzellen) in Bechern liegen, die von einer oder mehreren Pigmentzellen hergestellt werden (Fig. 251). Gewöhnlich besteht das Auge aus 3 solchen Augenbechern, von denen die paarigen (p) ihre Oeffnungen etwa laterad, der mediane (p_1) mehr oder minder rostrad kehren. Daß auch der ventrale Becher aus einer paarigen Anlage entsteht, wurde bei Lernaea konstatiert; bei manchen Copepoden erscheint er später als die lateralen Becher, und diese sind bei adulten Copepoden zuweilen zu mehr als zweien vorhanden. Außer Pigmentkörnchen (die bei Aenderungen der Belichtung sich zuweilen verschieben) sondern die Pigmentzellen an ihren konkaven Flächen ein Tapetum

ab. In der Höhlung der Becher liegen die Sehzellen (*rz*), oft zu einer Retina aneinandergeschichtet, über welcher Hypodermiszellen oder Cuticulargebilde oder Sekrete als Linsen funktionieren können. Jede Sehzelle geht in eine Faser des Sehnerven über. Daß sie dies mit dem vom Bechergrunde abgewendeten Ende tut, daß die Sehnervenfasern den Becher durch die Becheröffnung (wenn eine Linse da ist, zwischen Linse und Becherrand) verlassen, daß also das Becherauge der Crustaceen invertierte Sehzellen hat, wird für Phyllopoden und Ostracoden ebenso bestimmt behauptet, wie für Copepoden bestritten. Die Sehzellen haben Stäbchen (Stiftchensäume, Grenzsäume), die den Rhabdomen der Komplexaugen entsprechen; auch wurden Phaosome (Binnenkörper) in ihnen gefunden.

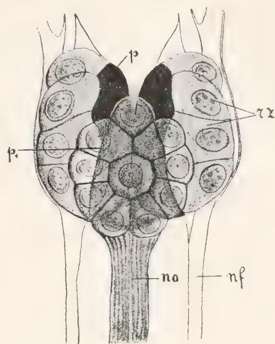


Fig. 251. Becherauge von **Eucalanus** ♀ juv., ventral (nach Grenacher). *nf* Nerven zum Frontalorgan, *no* Nervus opticus, *p* die lateralen, p_1 der mediane Augenbecher, *rz* Sehzellen.

Die Komplexaugen (Seitenaugen, Hauptaugen, Fig. 252, 253) bestehen aus gleichartig gebauten Einzelaugen, den Ommen (Ommatidien, Facettengliedern). Jedes Omma hat im ganzen die Form eines runden oder kantigen Keils; die Keile wenden ihre Spitzen proximad und bilden mit ihren breiten Flächen die gewölbte (oft zu einer Halbkugelschale) chitinige Cornea des Auges; wenn die Cornea über jedem Omma zu einer runden oder eckigen Linse verdickt ist (wie bei Leptostraken und Malacostraken, ausgenommen die Amphipoden), so erhält sie ein facettiertes Aussehen (Facettenauge).

Das Omma hat folgenden Bau. In seiner Achse liegen zwei transparente Körper: distal der Kristallkegel und proximal das Rhabdom. Linse und Kristallkegel sind der dioptrische, das Rhabdom der rezipierende Teil des Ommas; sie sind die Produkte der sie umgebenden Zellen; fast alle diese Zellen können auch pigmenthaltig sein.

Bei allen Krebsen mit facettierter Cornea ist jede Linse das Produkt von 2 (corneagenen) Zellen, deren beide Kerne der Linse anliegen. Wenn die Cornea nicht in Linsen differenziert ist, liegen die Kerne der corneagenen Zellen meist unregelmäßig.

Jeder Kristallkegel besteht und entsteht aus mehreren Zellen dadurch, daß der Leib jeder Zelle sich (meist bis auf einen geringen Rest) in einen Körper von kristallartiger Transparenz verwandelt und diese Kristallkörper sich zu einem kurzen kugligen bis langen stabförmigen Kegel aneinanderlegen, gemäß ihrer Funktion, die von der Linse gesammelten Strahlen zum Rhabdom zu leiten. Die Kerne der Kegelzellen (Sempersche Kerne) liegen meist am distalen Ende des Kegels. Jeder Kegel wird bei Cladoceren und einigen Phyllopoden aus 5, bei den übrigen Phyllopoden, bei Branchiuren, Leptostraken, Decapoden, Stomatopoden von 4 Zellen hergestellt; die Schizopoden und Dichelopoden haben ebenfalls 4 Kegelzellen mit je einem Semperschen Kern, aber ihre Kegel sind zweiteilig, da sich nur 2

von den 4 Zellen an ihrem Aufbau beteiligen: bei den Arthrostraken (wie es scheint auch bei den Ostracoden) endlich sind nur 2 Kegelzellen vorhanden, deren beide Kerne auf den zweiteiligen Kegeln liegen.

Variabler ist die Zahl der übrigen zu einem Omma gehörigen Zellen. Ein Teil davon steht mit dem Sehnerven in direkter Verbindung: es sind die Sehzellen, die die Retinula eines Ommas bilden und deren Gesamtheit die Retina des Komplexauges ist. Die Retinulazellen können mit ihren distalen Teilen am Kristallkegel weit

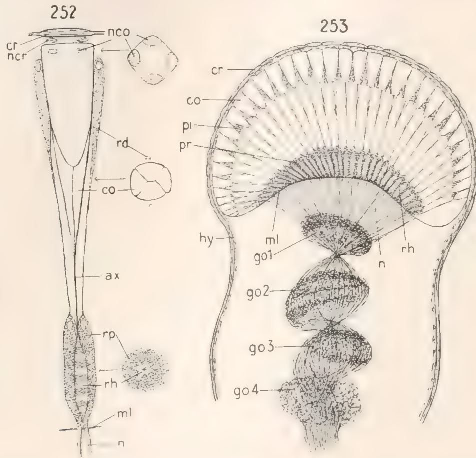


Fig. 252, 253. Schemata vom Komplexauge eines **Decapoden.** 252 Einzelnes Omma im Längsschnitt, daneben drei Querschnitte je durch die Stelle des Ommas, auf die der Pfeil zeigt. 253 Längsschnitt durch ein Stielauge. *ax* Achsenzylinder, *co* Kristallkegel, *cr* Cornea, *go 1—4* 1.—4. Ganglion opticum, *hy* Hypodermis, *ml* Membrana limitans, *n* Nervenfortsatz der Sehzelle, *nco* Sempersche Kerne, *ncr* Kerne der Corneagenzellen, *pi* Irispigment, *pr* Retinapigment, *rd* distale Retinulazellen, *rh* Rhabdom, *rp* proximale Retinulazellen.

hinaufreichen; ihre proximalen Teile drängen sich um die Ommaachse zusammen, so daß die der Achse zugewendete Seite jeder Zelle eine Längskante zu bilden pflegt; diese Kante wird von einer Schicht bekleidet, die demgemäß die Form einer Rinne hat und mit ihrer konvexen Fläche den Rinnen der Nachbarzellen anliegt. Diese Schichten (Grenzsäume, Stiftchensäume) sind die Rhabdomere, aus denen sich das Rhabdom jedes Ommas zusammensetzt; wenn sie miteinander verwachsen, was sie meist tun, entsteht ein stab- oder röhrenförmiges Rhabdom von mehreckigem oder sternförmigem Querschnitt. Man nimmt an, daß die Rhabdomere (die zuweilen aus queren Platten zu bestehen scheinen) aus den feinsten Anfängen des Sehnerven hervorgegangen seien, und daß diese als Stiftchen hervortretenden Neurofibrillen sich durch die Sehzellen hindurch und in den proximaden Ausläufer hinein fortsetzen, mit dem jede Sehzelle in eine Faser des Nervus opticus übergeht. Die Ommen der Phyllopoden, Cladoceren,

Branchiuren und Amphipoden haben 5, der Ostracoden?, Leptostraken, Anisopoden und meisten Isopoden 7, der Schizopoden, Dichelopoden, Decapoden, Stomatopoden 8 Retinulazellen; doch bleibt nicht selten eine Zelle jedes Ommas rudimentär. Welche von diesen Zahlen etwa als die primitive für die Sehzellen anzusehen sei, läßt sich ebenso wenig wie für die Kegelzellen bestimmen.

Die Retinulazellen sind zugleich die Träger des Retinapigments, und das Pigment kann ihre proximaden Nervenausläufer begleiten. Bei den Schizopoden, Dichelopoden, Decapoden und Stomatopoden gehören zu jedem Omma außerdem 2 weiter distal, zwischen den Kristallkegeln, gelegene Pigmentzellen (distale Retinulazellen), die Irispigment produzieren.

Wenn wir die bisher angeführten Zellen als primäre Ommazellen bezeichnen, so hat jedes Omma deren 9 bei den Amphipoden, 11 bei Phyllopoden, Ostracoden?, Branchiuren, Anisopoden, Isopoden, 12 bei Cladoceren, 13 bei Leptostraken und 16 bei Schizopoden, Dichelopoden, Decapoden, Stomatopoden.

Außer ihnen finden sich aber zwischen den Ommen oft noch akzessorische Zellen von weniger regelmäßigem Vorkommen. Es sind entweder ebenfalls Pigmentzellen, oder ihre Funktion ist problematisch (Füllzellen, hyaline Zellen). Die akzessorischen Pigmentzellen können sowohl zur Vermehrung des Retina- als des Irispigmentes beitragen. Die akzessorischen Retinapigmentzellen scheinen vom Mesoderm zu stammen, während alle übrigen Augenelemente ektodermal sind.

Zur physiologischen Rolle des Pigments können wir hier nur bemerken, daß es sich bei Aenderung der Lichtintensität in den primären Pigmentzellen verschiebt: in dem Pigmentmantel der Ommen wandert alles distal von den Rhabdomen verbreitete Pigment bei Verminderung des Lichtes distad und häuft sich als Irispigment unter der Cornea zwischen den Kegeln an.

Beim Uebergange der Retinulazellen in die Fasern des N. opticus durchbohren ihre proximaden Ausläufer die Membrana limitans, die das ganze Komplexauge proximal abgrenzt und es dadurch in eine Art von Kapsel einschließt. Diese Grenzmembran scheint gewöhnlich eine Fortsetzung der strukturlosen Basalmembran der Hypodermis zu sein; in manchen Fällen aber wurde ihre zellige Struktur konstatiert. Zuweilen ziehen zwischen den Ommen Konnektivzellen von der Cornea zur M. limitans. Viele Amphipoden haben distal von ihr eine zweite, jener parallele, kernlose Membran, die M. fenestrata, die von den Retinulazellen durchlöchert wird.

Einige Amphipoden und Isopoden haben Komplexaugen, deren Bau von dem eben dargestellten Typus stark abweicht.

Der Lobus opticus (s. oben S. 102), dessen Struktur hier ebensowenig wie die des Gehirns behandelt werden kann, reicht gewöhnlich bis nahe an die Membrana limitans hinan, so daß nur selten (Anisopoda etc.) ein Nervus opticus da ist, der auch die Form eines Nerven hat. Wenn die Komplexaugen groß und gut ausgebildet sind, besteht der L. opticus aus mehreren (bis zu 4) Wülsten oder Ganglien (die man entgegengesetzt der sonst, z. B. für die Beinglieder, üblichen Richtung beziffert), ist mit dem Gehirn durch einen kürzeren oder längeren Stiel (fälschlich Nervus opticus genannt) verbunden und liegt bei den Podophthalmen in den beweglichen Augenstielen.

Aufenthalt an schwach belichteten Orten in Höhlen oder in größerer Meerestiefe, sowie sessile und besonders parasitische Lebensweise wirkt auf den Bau der Augen in verschiedenem Grade und in verschiedener Weise ein; am häufigsten besteht die Wirkung in einer (zuweilen während der Ontogenese sich vollziehenden, z. B. Calocaris macandrae) Degeneration der Organe, wenn auch manche stark parasitische Copepoden das Becherauge des Nauplius definitiv behalten. In manchen Fällen aber passen sich die Augen durch Reduktion und bestimmte Anordnung des Pigments an geringe Lichtintensität an, und bei den pelagischen Tiefseearten der Amphipoden, Schizopoden, Dichelopoden und Cladoceren pflegt sich der rostrodorsale Teil des Komplexauges zu einem lichtstarken sogenannten Frontauge auszubilden, dessen vergrößerte Ommen die Wahrnehmung sich bewegender Beutetiere auch bei schwachem Licht ermöglichen.

Die Komplexaugen entstehen zusammen mit den Sehlappen des Gehirns aus Wucherungen des Ektoderms, das die sogenannten Augenlappen des Keimstreifs bildet. Die wuchernden Zellen jedes Augenlappens werden durch die einwachsende Membrana limitans in zwei Schichten gespalten: aus der proximalen wird der Lobus opticus, während die distale sich weiter in drei Schichten spaltet, aus denen je die Corneagenzellen, die Bildner der Kristallkegel und die Sehzellen hervorgehen. Die früher angenommene Beteiligung einer zwischen Augen- und Lobus-Anlage sich einstülpenden Ektodermfalte an der Ausbildung dieser Anlagen wird für gestielte wie sessile Augen bestritten. In gewissen Randbezirken der Augen bleiben undifferenzierte Zellgruppen, sogenannte Knospungszonen, bestehen, von denen später die Vermehrung der Ommen ausgeht.

2. Andere Sinnesorgane.

Außer den Augen haben die Crustaceen Sinnesorgane zur Rezeption von mechanischen und chemischen Reizen. Die Endapparate dieser Organe sind Modifikationen der generell als Borsten bezeichneten Anhänge des Integumentes und heißen daher Sinnesborsten. Es gibt ferner eine Anzahl von Organen, deren Sinnesfunktion zwar aus der Art ihrer Innervierung gefolgert werden kann, deren spezifische Qualität aber unbekannt ist: das sind besonders die als Frontalorgane bezeichneten Hautsinnesorgane. Spezifische Gehörorgane werden den Krebsen aberkannt, schon weil das Vorhandensein eines Gehörsinnes bei autochthonen Wassertieren überhaupt unwahrscheinlich ist, und dann weil die bis dahin als Gehörorgane gedeuteten Organe der Krebse sich experimentell als statische Organe erweisen ließen; auch ist aus der Fähigkeit einiger Decapoden, Isopoden und Stomatopoden, Töne zu produzieren, nicht zu schließen, daß sie Schallwellen als Töne wahrnehmen. Ob die Krebse besondere Organe zur Rezeption von Temperaturunterschieden haben, ist ganz unsicher.

Welches unter den vielgestaltigen und vielerlei Funktionen verrichtenden Anhängen des Integumentes nun Sinnesborsten (Fig. 221, 254 A—D) sind, erkennt man zwar öfters schon an ihrer Form, mit Sicherheit aber erst aus ihrer Verbindung mit Sinneszellen, d. h. peripherischen Nervenzellen, die, in die Bahn der zum Zentralorgan ziehenden Nerven eingeschaltet, unter der Basis der Sinnesborsten in Gruppen vereinigt liegen, sogar, besonders in den Antennulen, zu

starken Ganglien angehäuft sein können, und deren distade Ausläufer in die Borsten eintreten. Gewöhnlich gehören zu je einer Sinnesborste mehr als eine Nervenzelle und oft, besonders bei Malacostraken, viele. Die Sinnesfunktion einer Borste schließt nicht aus, daß sie außerdem mechanische Funktionen versieht. Dunkeltiere mit reduzierten Augen haben oft viel stärker und mannigfaltiger ausgebildete Sinnesborsten und reagieren auf mechanische und chemische Reize lebhafter als ihre am Licht lebenden Verwandten.

Die Sinnesborsten lassen nach Funktion und Bau zwei Haupttypen unterscheiden: Tastborsten zur Rezeption mechanischer Einwirkungen, und Aesthetasken (Leydigsche Organe, Riechkolben, Spürschläuche, Sinneszylinder, blasse Fäden etc., Fig. 254 A, B) zur Rezeption chemischer Aenderungen im Medium: jene zwar von mannigfaltiger, aber im ganzen borstenartiger Gestalt (C, D), diese weiche, faden- bis keulenförmige Gebilde, am Grunde mit fester, weiterhin mit sehr zarter Cuticula.

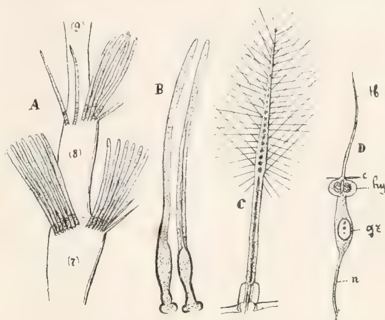


Fig. 254. Sinnesborsten (nach Claus). A: **Nebalia** ♂, 3 Glieder der Antennula mit Aesthetasken, B: 2 Aesthetasken von Nebalia, stärker vergrößert. C: **Apseudes**, gefiedertes Sinneshaar. D: **Branchipus**, Tasthaar. *c* Cuticula des Körperintegumentes, *gz* Ganglienzelle, *hy* Hypodermiszellen, *n* Nervenfaser, *tb* Tasthaar.

Tastborsten finden sich ihrer Funktion gemäß besonders an weit vorragenden Gliedmaßen, wie den Antennulen, an den Spitzen von Gliedmaßen, die zum Gehen oder Packen der Nahrung dienen, aber auch an anderen Stellen und am Körperstamm. Auf ihre Verteilung bei den einzelnen Gruppen gehen wir nicht ein, sondern wollen nur von den Tastborsten sprechen, die in den Dienst des statischen Sinnes gestellt sind.

Als statische Organe funktionieren vor allem die Statocysten (früher Otocysten genannt) im Antennulenschaft der Decapoden und im Uropod der Mysideen (Fig. 194, 255). Den wesentlichen Teil dieser Organe bilden Tasthaare, die an der chitinigen Innenwand der durch Einstülpung des Integuments entstandenen Cysten sitzen und äußerst beweglich an ihre Basis angefügt sind; in den bestausgebildeten Statocysten wird die Empfänglichkeit der Tasthaare gegen Aenderungen der Körperlage noch dadurch gesteigert, daß an ihren Enden schwere Körper, Statolithe, aufgehängt sind. In jedes Tasthaar tritt der distade Ausläufer von nur einer Sinneszelle ein. — Aehnliche Organe wurden auch bei Anomostraken und bei

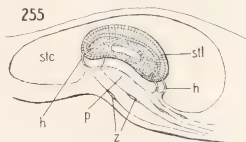


Fig. 255. Längsschnitt durch die Statocyste von **Mysis** (schematisiert nach Bethe). *h* Sinneshaare, *p* Sinnespolster, *stc* Statocyste, *stl* Statolith, *z* Sinneszellen.

Anthura gefunden und als Hör- oder Gleichgewichtsorgane gedeutet. und diese Funktionen wurden auch einem Bläschenpaar im Gehirn von Amphipoden und Copepoden zugeschrieben: mit welchem Recht, hätte das Experiment zu zeigen. Auch den in der Kohle gefundenen Gampsonyx und Gasocaris werden Statocysten an der gleichen Stelle wie bei Mysis zugeschrieben. Den meisten Krebsen fehlen aber Statocysten, auch solchen, die ihrer zu bedürfen scheinen: vielleicht sind sie bei diesen durch freie statische Tastborsten ersetzt, die nicht in Cysten eingeschlossen sind.

Der Sitz der zweiten Kategorie von Sinnesborsten, der Aesthetasken, sind fast ausschließlich die Antennulen; selten tragen auch die Antennen (Ostracoda, Leptostraca ♂, Sympoda ♂) Aesthetasken und noch seltener die Mundgliedmaßen (Copepoda). Diese Riech-. Spür- und Schmeckorgane rezipieren chemische Aenderungen des Salz- und Gasgehaltes im Wasser oder Beimengungen, die von Nahrungsstoffen herrühren; da sie bei den ♂ gewöhnlich zahlreicher und größer sind als bei den ♀, so nimmt man an, daß sie den ♂ auch zur Rezeption der chemischen Reize der ♀ dienen; bei Arten mit degenerierten Augen sind sie zuweilen besonders stark ausgebildet. Die Reaktion auf chemische Reize tritt bisweilen schon auf größere Entfernung ein als auf Lichtreize. Die Reizstoffe diffundieren durch die durchlässige Cuticula der Schläuche; daß diese eine terminale Oeffnung hätten, wird bestritten. Unter den peripherischen Nervenzellen der Aesthetasken will man eigentliche Ganglienzellen und Sinneszellen unterscheiden.

Unter Frontalorganen (frontalen Sinnesorganen) versteht man in der Kopfwand gelegene Sinnesorgane, die durch besondere Nerven mit dem Vorderhirn verbunden sind, und zwar mit dem gleichen Hirnteil, in den die Becheraugennerven eintreten. Diese Organe haben in noch stärkerem Grade als das Becherauge die Eigentümlichkeit. daß sie nur bei Entomostraken als definitive Organe der adulten Tiere persistieren, bei Leptostraken und Malacostraken aber Larvenorgane sind, die in späteren Stadien verkümmern. Wie die physiologische, ist auch die morphologische Bedeutung der Organe problematisch (ob sie etwa Modifikationen von Sinnesborsten oder aus überschüssigem Baumaterial des Becherauges entstanden seien); jedenfalls gehören sie zu den Organen, deren Besitz wir den Protostraken zuschreiben, weil wir sie nicht nur bei Entomostraken (bei Phyllopoden besonders gut ausgebildet), sondern auch bei Malacostraken-Larven vorfinden.

Die Frontalorgane (Fig. 229. 256) bestehen aus Gruppen von peripherischen Nervenzellen. über denen sich Cuticularanhänge von sehr verschiedener Größe erheben können. Bei Phyllopoden kann man ein Paar laterale (dorsale) und ein mediales (ventrales) Frontalorgan (Organ der gehäuften Kolbenzellen) unterscheiden; ihre Nervenzellen haben mit den Sehzellen des Becherauges zuweilen große Aehnlichkeit; ihre proximaden Nerven vereinigen sich mit den Nerven des Becherauges und treten gemeinsam mit ihnen ins Gehirn ein. Meist liegen die Nervenzellen dem Integument dicht an, rücken aber in dem medialen Organ von Branchipus und Limnadia davon ab; der cuticulare Endapparat besteht an den lateralen Organen von Limnadia aus 2 Zipfeln, an denen von Limnetis jederseits aus einer behaarten flachen Grube. Das mediale Organ von Limnadia ist zweiteilig: der

dorsale Teil (Fig. 256 *fmd*) geht zwischen den beiden Nerven des lateralen Organs (in der Figur nicht angegeben) zur Augenkammeröffnung. Ob die adulten Phyll. notostraca nur 1 (ventrales) Organ oder ebenfalls 3 Organe haben, ist strittig; bei den Larven ist ein laterales Paar mit je einem Cuticulargriffel vorhanden. — Auch die Cladoceren (Fig. 229) haben außer einem medialen Frontalorgan, dessen beide meist dicht aneinanderliegende Nerven zum vorderen Lappen des Becherauges ziehen, auch laterale Organe, die früher für Drüsen oder Gehörorgane gehalten wurden. Der Nerv jedes lateralen Organs tritt dicht bei der Wurzel des Becheraugennerven ins Gehirn ein; in ihm vereinigen sich mehrere Zweige (nach der Species verschieden), deren jeder von einer Nervenzelle kommt; Cuticularanhänge fehlen. — Dem medialen Frontalorgan der Phyllopoden und Cladoceren dürfte das Frontalorgan der Ostracoden und Copepoden entsprechen.

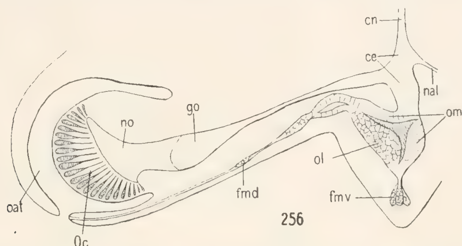


Fig. 256. **Limnadia**, Gehirn und Augen lateral, schematisch (nach NOWIKOFF). *ce* Gehirn, *cn* Schlundkonnektiv, *fmd* dorsaler Strang des medianen Frontalorgans, *fmv* ventraler Teil desselben, *go* Ganglion opticum, *nal* Antennulennerv, *no* Nervus opticus, *oat* Augenkammer, *Oc* Komplexauge, *ol* lateraler Augenbecher, *om* mediale Augenbecher.

Bei den Ostracoden strahlt aus einem zartwandigen Fortsatz des Stirnintegumentes ein Nervenfaserbüschel in den ventralen Teil des Becherauges ein; der Fortsatz ist bei den Cypridinidae klein bis stabförmig; bei den Halocyprididae ist er sehr lang (sog. Stirntentakel, bereits bei der jüngsten bisher beobachteten Larve vorhanden) und besteht bei ihren ♂ aus 2 gelenkig verbundenen Stücken; in ihm verlaufen getrennt 2 starke Nerven; den übrigen Ostracoden fehlt das Organ. Auch bei Copepoden bleibt der (paarige oder unpaarige) Nerv des Frontalorgans häufig mit dem Becheraugennerv eine Strecke weit vereinigt; über den Nervenzellen stehen ein oder mehrere Paare von winzigen Cuticularanhängen; auch das gegabelte Rostrum scheint sich in den Endapparat des Organs umwandeln zu können. — Bei adulten Cirripedien und Branchiuren wurden keine Frontalorgane beobachtet; dagegen haben die Nauplien der Cirripedien ein Paar ventraler langer Fäden, die als Frontalorgane gelten; daß sie indessen den bisher erwähnten Frontalorganen homolog seien, möchte man bezweifeln, da sie nicht vom medianen Hirnteil innerviert werden, sondern von den lateralen, den Lobi optici entsprechenden Vorderhirnlappen; bei Pollicipes sollen sie sich als rudimentäre Tastorgane bis ins adulte Stadium erhalten.

Als Sinnesorgane von ebenfalls unbekannter Qualität sind ferner anzusehen: das Scheitelorgan von Limnadia, die KOEHLERschen Organe

von Pollicipes, die Organes vésiculeux von Lepas, der sogenannte Giftstachel von Argulus, der Fortsatz am Augenstiel von Eucopia etc.

Phyllopoda (Grobben 1879, Claus 1873, 1886, 1891 b, Grenacher 1879, Parker 1891, Hesse 1901, Zograf 1904, Nowikoff 1905 a, b, 1906, Wenke 1908). Fig. 256. Die Pigmentzellen des Becherauges bilden bei Conchostraca und Notostraca 4, bei Anostraca (Branchipus?) 3 flach gewölbte Becher, zwischen deren konvexen Flächen zuweilen ein Hohlraum bleibt. Das Auge stößt ans Integument und liegt dem Gehirn auf oder ist mit ihm durch einen kurzen Nerv verbunden; nur bei Br. grubei ist das Gehirn vom Auge und paarigen Frontalorgan abgerückt und mit dem Auge durch jederseits einen Nerv verbunden, von dem je ein Ast zum paarigen Frontalorgan tritt. Bei den Anostraca bilden Hypodermiszellen unvollkommene Linsen vor den lateralen Bechern. Fortsätze der Pigmentbecherzellen verästeln sich zwischen den Sehzellen und stellen ein Tapetum her, das sich bei starkem Licht mit Pigment füllt. Die Sehzellen der lateralen Becher von Apus vereinigen sich zu jederseits 2 Nerven, von denen der eine zum Gehirn, der andere zum Ganglion der Komplexaugen geht. — Die Komplexaugen der Anostraca sind gestielt und sitzen lateral; die sessilen Augen der Notostraca und mehr noch die der Conchostraca sind einander nahe und können sogar teilweise verschmelzen. Diese sessilen Augen werden im Laufe der larvalen Entwickelung von einer Integumentfalte überwachsen, die sich hinter den Augen erhebt und rostrad über sie schiebt; der Raum zwischen Falte und Augencuticula (Vorraum, Augenkammer) bleibt durch einen medianen Querspalt vor den Augen nach außen geöffnet, scheint aber bei den Notostraca fast zu verschwinden, da die Falte sich den Augen dicht auflegt. Die Cornea ist nicht facettiert, die Kerne der Corneagenzellen bei Branchipus gleichwohl regelmäßig geordnet. Die Kristallkegel bestehen meist aus 4 Zellen; nur bei einigen Conchostraca (Limnadia, Estheria) überwiegen 5-teilige Kegel; Sempersche Kerne meist nicht distal, sondern in der Zellmitte; bei Branchipus füllt der Kristallkörper nur den distalen Zellteil aus. Die Zahl der (pigmentierten) Retinulazellen scheint allgemein 5 (Apus 7?) zu sein; sie haben bei Branchipus distal, bei Limnadia und Apus proximal gelegene Kerne, und bei Limnadia auch Phaosome. Zwischen den Ommen von Limnadia, von den Kristallkegeln bis zur M. limitans (und proximal davon) liegen akzessorische Zellen (Stützzellen); in ihnen und im proximalen Teil der Kegelzellen findet sich Pigment. Die Membrana limitans von Branchipus hat Kerne, die von Limnadia zellige distade Ausläufer zwischen den Sehzellen. Im Lobus opticus von Branchipus lassen sich 2 Ganglien unterscheiden.

Eine Besonderheit von Limnadia ist das Scheitelorgan, ein medianer kolbenförmiger Anhang hinter den Augen mit dicker Hypodermis und Cuticula, an der 4 Sinneszellen liegen; diese werden innerviert von einem aus dem Antennen-(Hinterschlund-)Ganglion kommenden Nerv. Das Organ entwickelt sich erst in späteren Stadien und hat weder mit dem (drüsigen) Nackenorgan der Larven von Estheria und Cladoceren, noch mit den Frontalorganen etwas zu tun.

Cladocera (Claus 1876 b, 1877 a, 1891 b, Grobben 1879, Grenacher 1879, Parker 1891, Chun 1895—96, Miltz 1899, Cunnington 1903, Zograf 1904, Scourfield 1905). Fig. 229. Das Becherauge (Nebenauge), ventral vom Gehirn gelegen, ist in verschiedenem Grade, aber nirgends gut ausgebildet und kann ganz fehlen. Daphnia hat 3 Pigment-

becher mit je 4 Sehzellen, deren 3 Nerven ins Vorderhirn eintreten; der Nerv des rostraden Ventralbechers ist mit den Nerven des Frontalorgans vereinigt; bei Simocephalus ist das Pigment des sonst sehr rudimentären Auges reichlich und das Frontalorgan verkümmert. — Die bei den meisten Krebsen paarigen Komplexaugen sind hier zu einem kugligen, von besonderen Muskeln bewegten Medianauge vereinigt; es entwickelt sich aus paarigen Anlagen, deren Verschmelzung beginnt, wenn sie noch einschichtig sind; aber Spuren der Paarigkeit erhalten sich öfters (Leptodora, Simocephalus) noch lange. Die Integumentfalte, die wie bei den Phyllopoden das Auge während der Ontogenese von hinten her überwächst, verschmilzt mit einer kleinen vor dem Auge aufsteigenden Falte völlig; die beiden Wände der Falte liegen bei adulten Tieren so dicht aufeinander, daß sie meist als eine einfache Fortsetzung des Kopfintegumentes erscheinen. Die Cornea ist nicht facettiert; alle Arten scheinen für jedes Omma 2 Corneazellen, 5 Kegelzellen und 5 pigmentierte Retinulazellen zu haben; bei Onychopoden und Haplopoden liegen zwischen den distalen (den Kern enthaltenden) Enden der Sehzellen und zwischen den Kegelstielen je 2 Stützzellen, die nur bei Polyphemus Pigment führen. Bei den Polyphemiden ist der dorsale Teil des Auges in verschiedener Weise zu einem Frontauge umgebildet bis zur völligen Zurückdrängung des ventralen Augenteils. — Unter den Tastborsten ist das Paar am Rücken des Hinterrumpfes erwähnenswert; es wird von 2 Nerven des letzten Bauchganglions innerviert und sitzt auf einem Höcker, der bei Polyphemiden außerordentlich lang sein kann (Fig. 6, 39).

Ostracoda (Claus 1891a, b, 1895b, Müller 1894, 1900b, Nowikoff 1908, Lüders 1909). Die Cyprididae haben ein Becherauge, die Cypridinidae ebenfalls und außerdem Komplexaugen (Fig. 257), die Halocyprididae sind augenlos. Das Becherauge der Cyprididae hat 3 Becher; Oeffnung des medianen rostrad, der lateralen laterocaudad;

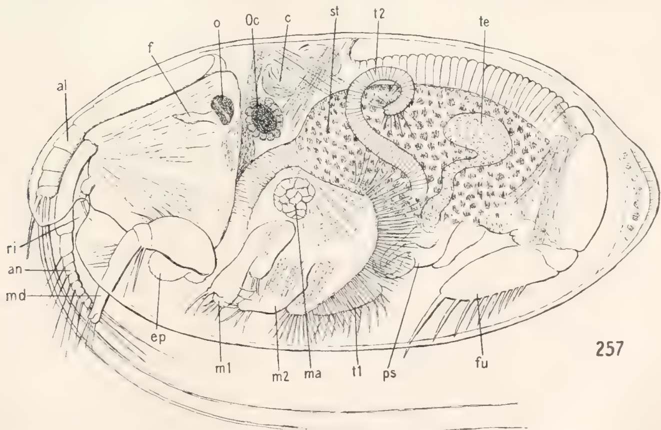


Fig. 257. **Cypridina** ♂ (nach Claus). *al* Antennula, *an* Antenne, *c* Herz, *ep* Epistom, *f* Frontalorgan, *fu* Furca, *m 1, 2* vordere, hintere Maxille, *ma* Schließmuskel der Schale, *md* Mandibel, *o* Becherauge, *Oc* Komplexauge, *ps* Begattungsorgan, *ri* Rostralinzisur, *st* Magen, *t1, 2* 1., 2. Thoracopod, *te* Testis.

sie werden von nur 2 Pigmentzellen gebildet, deren jede an allen drei Bechern beteiligt ist; das Tapetum ist eine dicke Schüppchenschicht: 10—15 platte Sehzellen in jedem lateralen, 7—8 im medianen Becher; ihre Grenzsäume stoßen zusammen. Die 3 sehr langen Nerven treten zwischen Linse und Becherrand aus den Bechern aus. Jeder Becher hat eine halbkuglige Linse, die aus 3 modifizierten Hypodermiszellen besteht; die mediane Linse stößt ans Integument, die lateralen heften sich daran mit (nicht muskulösen) Ausläufern. Das Becherauge der Cypridinidae ist ähnlich, nur größer (besonders bei Eumonopia) und mit mehr Sehzellen versehen, aber ohne Linse; mehrfache Eigentümlichkeiten (auch eine Linse mit Akkommodationsvorrichtung) werden am Auge von Gigantocypris beschrieben. — Die Komplexaugen der Cypridinidae haben eine geringe Zahl (4—50) von Ommen mit zweiteiligen Kristallkegeln und vermutlich 7 pigmentierten Sehzellen; bei Gigantocypris bestehen sie aus jederseits 4 Bläschen. Ein Anhang am Coxale der Antennen mancher Cyprididen wird als Rudiment der Komplexaugen gedeutet.

Cirripedia (Claus 1891 b, Gruvel 1905). Das Becherauge der Nauplien, 3-teilig, aber mit verstecktem Medianbecher, wird zum definitiven Auge der festgehefteten Thoracica; dieses, sehr einfach gebaut, bleibt aber nur bei den Pedunculata unpaarig, während es bei den Operculata aus weit voneinander entfernten Hälften besteht. Die Komplexaugen, ebenfalls einfach, erscheinen beim Metanauplius und sind bei der Cypris ausgebildet; beim Festsetzen der Larve gehen sie zugrunde.

Branchiura (Claus 1875 b, 1891 b, Leydig 1889, Parker 1891). Das große, typisch gebaute Becherauge liegt der Dorsalseite des hintersten Hirnteiles direkt auf. Sehzellen mit kurzen glänzenden Stäbchen; Hohlwand der 3 Becher mit glänzendem Tapetum. — Die Komplexaugen haben eine glatte Cornea mit unregelmäßigen Kernen, 4-teilige Kristallkegel, deren Zellkerne nicht beobachtet wurden, wahrscheinlich 5 pigmentierte Retinulazellen und vielleicht auch akzessorische Pigmentzellen. — Der sehr bewegliche mediane Griffel auf dem Epistom wurde früher als Giftstachel und wird jetzt als Riechkolben angesehen; in ihn treten 2 aus dem Gehirn kommende Nervenröhren ein, die sich in ihm zu einer Röhre vereinigen.

Copepoda (Claus 1863 a, 1889, 1891 b, c, Grenacher 1879, Parker 1891, Richard 1892, Schmeil 1892—96, Mrázek 1895, Pedaschenko 1899, Giesbrecht 1899, Hesse 1901, Malaquin 1901, Steuer 1903, Oberg 1906, Esterly 1906, 1908). Das Becherauge liegt dem Vorderrand des Gehirns auf oder ist mit ihm durch meist kurze (bei Eucalanus lange) Nerven verbunden, die vereinigt mit den Nerven des Frontalorgans ins Gehirn eintreten (Fig. 251). Gewöhnlich 3 Augenbecher: 2 laterale und 1 medianer (dorsad, rostrad oder ventrad gekehrt), der öfters kleiner ist als die lateralen und auch wohl fehlen kann; die Zahl der Augenbecher kann sich durch Teilung auf 5—6 (manche Harpacticidae, Asterocheridae, Peltidiidae) erhöhen. — Meistens liegen die Becher mit ihren konvexen Flächen einander nahe oder stoßen zusammen, umgeben von einer gemeinsamen bindegewebigen Kapsel, an die bisweilen vom Integument kommende Muskeln inserieren, so daß das Auge gedreht werden kann. Die dorsale Cuticula des Kopfes zeigt manchmal über dem Auge 1 Paar kreisrunde Bezirke, die das Licht stärker brechen; auch werden lichtbrechende Kugeln (Hypodermiszellen?) beschrieben, die in die Retinae eingesenkt sind. Selten mehr als 10 Sehzellen in jedem Becher. Die

Inversion der Sehzellen wurde nirgends mit Sicherheit beobachtet. Dagegen gehen bei Eucalanus die Sehzellen aller 3 Becher mit ihren vom Becher abgekehrten Enden in je eine Nervenfaser über, und die Fasern treten durch die von den Sehzellen produzierten Basalplatten hindurch in die von einer einzigen Zelle gebildete Pigmentmasse, um vereinigt zum Gehirn zu ziehen. Als Augen mit invertierten Sehzellen und daher allein vergleichbar mit den Augen der Plattwürmer werden jedoch das Paar der „Clausschen Organe" angesprochen (früher als Gehörorgane gedeutet), die im Gehirn liegen und aus je 2 Zellen von demselben Bau wie die Sehzellen bestehen. — In verschiedenen Familien gibt es Arten, deren 3 Augenbecher so weit voneinander abgerückt und zu so großen und selbständigen Organen geworden sind, daß man sie zum Teil für Homologa der Komplexaugen gehalten hat; das ist der Fall bei einigen Peltidiidae (Oniscidium) und Harpacticidae (Miracia) und bei den meisten Pontellidae und Corycaeidae. Besonders sind es die lateralen Becher, deren dioptrischer Apparat zugleich durch große Chitinlinsen an der Stirn, bei den Corycaeidae auch durch Sekretlinsen an der Oeffnung der langgestreckten Pigmentbecher, vervollkommnet wird, während der mediane Augenbecher klein zu bleiben pflegt und nur bei den Pontellidae ebenfalls Cuticularlinsen erhält. In dieser Familie besteht das Becherauge beim Nauplius wie gewöhnlich aus 3 aneinanderliegenden Bechern, die im 1. Copepodidstadium voneinander abrücken und sich später in je 3—4 Räume mit je 2 Sehzellen abteilen. Im übrigen ist der Bau dieser selbständig gewordenen Becheraugen der für diese typische und gleicht keineswegs dem der Komplexaugen. — Das Becherauge kann im adulten Stadium nicht bloß den parasitischen, sondern auch freischwimmenden Arten völlig fehlen; bei den Nauplien und folgenden Jugendstadien solcher Arten ist es aber (vermutlich ohne Ausnahme) vorhanden und gut ausgebildet. — Die Aesthetasken an den hinteren Maxillen und Maxillipeden der Scolecitrichinae haben zuweilen Pinselform. Die Sinnesfunktion der hyalinen Säume an den Antennulen und der hyalinen Fortsätze an anderen Stellen ist unerwiesen. — Als Gleichgewichtsorgan wird ein mediales, mit dem Bauchmark verbundenes Organ angesprochen, das sich bei Centropages (von den mittleren Copepodidstadien an) am hinteren Ventralrande des Kopfes findet.

Leptostraca (Claus 1888, Parker 1891). Cornea der gestielten Komplexaugen mit runden Linsen; Kristallkegel 4-teilig; die Rhabdome bilden große 4-seitige Pyramiden, umgeben von 7 (14?) pigmentführenden Retinulazellen. Proximal von der Retinula eine dünne Pigmentschicht zweifelhafter Herkunft. Knospungszone dorsal, beiderseits ventrad übergreifend. Zwischen je 2 Ommen heften sich an die Cornea Fadenzellen, die sich an der proximalen Grenze der Knospungszone anhäufen und sich hier mit ihren proximaden Ausläufern an die Basalmembran heften (Konnektivzellen oder akzessorische Pigmentzellen?). 3 Ganglia optica, von denen das proximale das größte. — In 2 Höckern auf der Mitte der Augenstiele, worunter besondere, vom Lobus opticus getrennte Ganglien liegen, werden Frontalorgane vermutet.

Anisopoda (Blanc 1884, Claus 1887b). Die Komplexaugen liegen in je einem lateralen Stirnhöcker und sind durch einen relativ langen N. opticus mit dem L. opticus verbunden. Jedes Auge hat bei Apseudes 8 Ommen mit je 7 pigmentreichen Retinulazellen und einem 7-teiligen Rhabdom, aber ohne Kristallkegel und ohne Linsen; Tanais und Leptochelia haben aber 2-teilige kuglige Kegel und bikonvexe runde,

sich nicht berührende Chitinlinsen. — Am Scherenbein der ♂ von Tanais finden sich als Sinnesorgane gedeutete Gebilde.

Isopoda (Grenacher 1879, Beddard 1887, 1890, Watase 1890, Parker 1891, Hesse 1901, Thienemann 1903, Dollfus & Viré 1905). Die sessilen Komplexaugen liegen meistens nahe am Lateralrande des Kopfes; die Zahl der Ommen schwankt zwischen sehr wenigen (Asellus), mehreren Hundert (Aega etc.) bis zu 3000 (Bathynomus); bei Dunkelarten sind sie oft bis zum völligen Schwunde verkümmert, und bei Epicariden, deren Jugendstadien gut entwickelte Augen haben, degenerieren sie ebenfalls. Die konvexen Chitinlinsen (manche Oniscoidea haben nur eine für jedes Auge) sind bei geringerer Ommenzahl rund, bei größerer 6-seitig; Kristallkegel kurz, zuweilen kuglig, zweiteilig; die Zahl der nicht immer zu einem Rhabdom vereinigten Rhabdomere und die der Retinulazellen pflegt 7 zu sein; doch werden auch höhere (Oniscus 14) oder geringere Zahlen (Idotea, Arcturus, Serolis) angegeben; außerdem werden 1 oder 2 hyaline Zellen (von rätselhafter Bedeutung) zwischen den Retinulazellen beschrieben; zwischen den Ommen liegen zahlreiche kleine Pigmentzellen. — Anthura hat im vorderen Teil des Telsons ein Paar von Cysten mit Oeffnung nach außen und Statolith aus kohlensaurem Kalk, an den sich 3 auf der Ventralwand der Cyste stehende nackte Haare legen; an die Cysten inserieren Muskeln; Nerven wurden vermißt, und Exstirpation beeinflußte die Bewegungen der Tiere nicht. — Stridulationsorgane kommen bei manchen Landasseln vor.

Amphipoda (Grenacher 1879, Claus 1879, 1887a, Parker 1891, 1899, Della Valle 1893, Viré 1904, Vejdovský 1907, Strauss 1909, Woltereck 1909). Gewöhnlich sind ein Paar Komplexaugen vorhanden, die sehr verschiedene Form und Größe haben und sich zu einem dorsalen Medianauge vereinigen können (dessen Entstehung aus 2 allmählich zusammenrückenden Lateralaugen sich bei heranwachsenden Oediceriden verfolgen läßt); bei vielen Hyperoidea, wo die Augen fast die ganze Seitenfläche des Kopfes einnehmen können, gliedert sich jedes Auge in einen dorsalen Abschnitt mit sehr langen Kristallkegeln (Stirn-, Scheitel-, Frontauge) und einen ventralen mit kurzen Kegeln (Wangen-, Seitenauge). Die Cornea ist nie facettiert; die corneagenen Kerne liegen unregelmäßig; Kristallkegel 2-teilig; 5 Sehzellen mit wanderndem Pigment; akzessorische Pigmentzellen ohne Zellgrenzen zwischen den Ommen; Knospungszone an der Peripherie. Bei Höhlen- und Tiefseearten wird Rückbildung der Augen bis zum völligen Schwunde in allen Uebergängen beschrieben; auch ließ sich bei Gammarus eine Dissoziation der Augenelemente durch Lichtentziehung experimentell hervorrufen. Atypisch sind die Augen der Ampelisciden: jederseits 2 größere Augen (die jedes mit einer dicken bikonvexen Linse versehen, aber trotz noch anderer Eigentümlichkeiten als modifizierte Komplexaugen anzusehen sind) und meist noch ein drittes kleines Komplexauge. — Die Hyperioidea haben ein Paar von Cysten über dem Gehirn, die mit diesem durch je einen ganz kurzen Nerv verbunden sind und rostrad in einen Faden auslaufen; sie schließen ein statolithenartiges Konkrement ein. Noch unsicherer als für diese Cysten ist die Deutung als Gleichgewichtsorgan für ein Bläschen im Rostrum der Gammaroidea, an das ein langer, von der Dorsalfläche des Gehirns abgehender Nerv tritt. — Die Sinnesborsten, bei Dunkelarten stärker entwickelt als bei den am Lichte lebenden, ließen sich bei Gammarus fluviatilis durch Aufenthalt im Dunkeln vermehren und vergrößern. Die Funktion der sogenannten Calceoli an den An-

tennen und Antennulen mancher Gammaroidea ist zweifelhaft; doch sind es keine Sinnesorgane.

Anomostraca (Smith 1909). Die Komplexaugen sind gestielt oder sitzend; ihre Struktur ist unbekannt. Die Statocyste liegt wie bei den Decapoden im 1. Schaftgliede der Antennulen mit Oeffnung an der mediodorsalen Gliedfläche; an einer Wand stehen kleine Zacken, verbunden mit Fasern des Antennulennerven, und gegenüber keulenförmige Chitinstäbe; hier inserieren Muskeln; Statolithe fehlen. — Andere Sinnesorgane nicht bekannt.

Sympoda (Sars 1899—1900). Die sessilen Komplexaugen sind offenbar rudimentär oder fehlen ganz; sie sind meist zu einem unpaarigen Auge vereinigt, das aus paarigen, bei Nannastacus getrennt bleibenden Anlagen entsteht, und bestehen aus wenigen, mit Konvexlinsen versehenen Ommen, deren Bau nicht bekannt ist; die Augen von Stephanomma scheinen in 11 getrennte Ommen oder Ommengruppen aufgelöst zu sein.

Schizopoda und Dichelopoda (Hensen 1863, Grenacher 1879, Parker 1891, Bumpus 1894, Bethe 1895, Chun 1895—1896, Dohrn 1905). Das Becherauge, mit dem die jungen Euphausia ausschlüpfen, erhält sich im adulten Stadium. — Die gestielten Komplexaugen (die bis zu $^1/_6$ der Körperlänge erreichen können) haben schwach gewölbte, runde, nur bei einigen Dichelopoda stark konvexe, geschichtete Linsen. Außer den 2 Corneagenzellen sind 4 Kristallkegelzellen vorhanden, deren Kerne auf den Kegeln liegen, von denen jedoch nur 2 an der Bildung des 2-teiligen Kegels beteiligt sind. Das Rhabdom, dessen 4 Rhabdomere aus queren Plättchen und Halbplättchen bestehen, wird von 7 Retinulazellen umgeben (die Existenz einer achten, rudimentären, wird bestritten); ob ein von jedem Kegel zum Rhabdom ziehender Stab (Achsenfaden) zum Kegel oder Rhabdom gehört, ist strittig; 2 Irispigmentzellen; außerdem akzessorische Pigmentzellen mesodermaler Herkunft; peripherische Knospungszone; die 4 Ganglien des Lobus opticus liegen bei den Dichelopoda gedrängt. Frontauge bei den pelagischen Tiefenarten stark ausgebildet, bis zur völligen Unterdrückung (Arachnomysis) des Seitenauges. — Nur die Mysididae haben Statocysten (Fig. 255), je eine im proximalen Teile der Endopodite des Uropodienpaares; der Statolith hat einen Kern von organischer Substanz und darum einen Mantel von Fluorcalcium; die Sinneshaare, die auf dem Polster der ventralen Cystenwand in Kreisbögen stehen, treten durch Kanäle im Mantel des Statolithes in seinen Kern ein. Die Invagination der Cyste beginnt im Embryo; an der Stelle der Einstülpung bleibt eine Spaltöffnung bestehen, die aber so gut abgedichtet wird, daß die Cyste fast vollkommen abgeschlossen ist. — Eucopia hat am distalen Ende der medialen Seite der Augenstiele ein Hautsinnesorgan, bestehend aus einem Zapfen, an dessen Grunde ein Haufen Sinneszellen liegt, darunter ein Ganglion, das mit dem proximalsten Augenganglion verbunden ist. — Der Metanauplius und einige der folgenden Stadien der Dichelopoden haben Frontalorgane (1 Paar kleine Zapfen), die nicht näher untersucht sind.

Decapoda (Hensen 1863, Grenacher 1879, Parker 1891, 1895, 1897, Bumpus 1894, Rosenstadt 1896b, Chun 1895—1896, Hesse 1901, Prentiss 1901, Kotte 1903, Doflein 1904, Dohrn 1908, Moroff 1911). Ein Becherauge wurde außer bei den Nauplien von Peneus und bei Zoeen anderer Decapoden auch bei vielen adulten Arten gefunden

(Sergestidae, Eucyphidea, Peneidae, Loricata, Thalassinidae, Galatheidae, Paguridae etc.). — Komplexaugen (Fig. 252, 253) sind denen der Schizopoden ähnlich, mit folgenden Unterschieden. Die Cornea besteht aus eckigen, meist schwach gewölbten Linsen, die bei Macruren 4-, bei Brachyuren und Anomuren 6-eckig zu sein pflegen; eine feine Querlinie in den Linsen deutet ihre Zusammensetzung aus 2 Teilen an. Die Kristallkegel sind stets 4-zellig. Die rudimentäre (8.) Sehzelle ist häufig zu beobachten. In den eiförmigen Augen von Sergestes ist die Ausbildung der dorsalen Partie zu einem Frontauge angebahnt. Die Augen der in Höhlen (Cambarus, Palaemonetes, Troglocaris etc.) und in der Meerestiefe (Pasiphaea etc.) lebenden Macruren sowie vieler Tiefsee-Brachyuren sind in mannigfacher Weise um- und rückgebildet; manche von diesen haben aber vergrößerte Augen. — Im 1. Schaftgliede der Antennulen liegt eine Statocyste, die bei den Macruren sich auf der Dorsalfläche des Gliedes nach außen öffnet und Statolithe (von außen eingeführte Sandkörner) enthält, bei den Brachyuren aber gewöhnlich weder eine Oeffnung noch Statolithe hat; nur unmittelbar nach den Häutungen ist auch bei den Brachyuren eine sogleich sich wieder schließende Oeffnung vorhanden, und während der Megalopa-Periode ist die Cyste dauernd geöffnet und enthält auch Statolithe. Die Anomuren scheinen in beiden Punkten teils den Macruren, teils den Brachyuren zu gleichen, und auch unter den Brachyuren gibt es Tiefseearten, deren Cysten dauernd offen bleiben und Detritus als Statolithe aufnehmen. Vielleicht ist der rundliche Statolith, den die Cysten der Sergestidae und von Amphion enthalten sollen, kein Fremdkörper. Bei Eucyphidea kann das ganze Organ fehlen (Plesionica). Das dorsale Integument des Schaftgliedes beginnt sich bald nach dem Ausschlüpfen der Larven einzustülpen, und einige Stadien darauf funktioniert das Organ. Da die Cyste eine Ektodermeinstülpung mit chitiniger Intima ist, wird diese mit dem Inhalt der Cyste bei jeder Häutung ausgeworfen, und die Statolithe müssen durch Einführung neuer Sandkörner jedesmal ersetzt werden. Die Cystenwand bildet Polster (1 bei Macruren, 3 bei Brachyuren), besetzt mit Sinneshaaren, die meist in Reihen stehen und mannigfaltige Formen haben (feinfiedrig, hakig, gekniet etc.); bei manchen Arten werden die Statolithe durch das Sekret von Hautdrüsen (unter dem Polster gelegen) an die Sinneshaare geklebt. Die proximalen Fortsätze aller Sinneszellen vereinigen sich in 2 Neuropilmassen, die dicht zusammen an der Ventralseite des Hinterhirns liegen. — Tonapparate haben Palinuriden an den Antennen, und manche Brachyuren (Ocypode, Potamon etc.) an den Beinen, mit denen sie durch Reiben am Rumpf oder anderen Beinen ein Knarren hervorbringen; manche Eucyphidea erzeugen einen Schnalzlaut mit ihren Scheren.

Stomatopoda (Grenacher 1879, Parker 1891, Bumpus 1894, Hesse 1901, Demoll 1909). Die Larven schlüpfen mit einem Becherauge aus, das bei den Adulten persistiert. Die Komplexaugen sind im wesentlichen wie bei den Decapoden gebaut; die meist 6-eckigen Linsen sind schwach gewölbt; eigentümlich ist die walzenförmige, durch eine Querfurche geteilte Augenkuppe von Squilla mantis. — Einige Arten stridulieren mit den Uropodien gegen das Telson.

VII. Blutgefäßsystem und Leibeshöhle.

Bei den Krebsen (und überhaupt bei den Arthropoden) finden wir kein geschlossenes Blutgefäßsystem. Die mit

eigenen Wandungen versehenen Teile des Zirkulationssystems stehen mit Blutlakunen in offener Kommunikation. Diese Lakunen sind nicht mit eigenen Wandungen ausgestattet, sondern sind nur Lücken zwischen den Organen des Körpers: sie stellen die Leibeshöhle dar.

Um ein Bild von dem Bau und der Funktion des Blutgefäßsystems und von seinen Modifikationen bei den einzelnen Ordnungen zu gewinnen, gehen wir von den Decapoden aus, als den Krebsen, bei denen es am vollkommensten ausgebildet ist, d. h. nicht bloß ein pulsierendes Zentralorgan (Herz), sondern auch streng lokalisierte Respirationsorgane (Kiemen an der Basis der Thoracopodien) und Blutbahnen aufweist. in denen das regenerierte Blut nahezu unvermischt mit verbrauchtem den Organen zugeleitet wird. Der Kreislauf des Blutes vollzieht sich hier in drei Etappen und in drei verschiedenartigen Bahnen: es strömt als arterielles Blut vom Herzen zu den Organen in Arterien, als venöses Blut von den Organen zu den Kiemen in Lakunen, und wiederum als arterielles Blut von den Kiemen zum Herzen in Kanälen (Fig. 215).

Der Bauplan der Bahnen, in denen sich das Blut der Decapoden bewegt, ist nun folgender. Von der Leibeshöhle — d. h. von dem Komplex von Räumen, die zwischen den einzelnen Organen bald sich zu sogenannten Sinus oder Lakunen erweitern, bald auf enge Spalte beschränkt bleiben, und mit ihren letzten Zipfeln und Ausläufern in die Falten der Organe und ihre Gewebelücken reichen — wird durch ein im ganzen horizontales Septum ein unmittelbar unter der dorsalen Körperwand gelegener Raum abgeteilt: der Pericardsinus. Das Pericardseptum, das den Sinus von den übrigen Räumen der Leibeshöhle scheidet, heftet sich vorn und hinten an die dorsale, zu beiden Seiten an die laterale Körperwand, und zwar reicht die Anheftungslinie (und damit die Grenzen des Sinus) rostrad noch nicht bis zur Längenmitte des Cephalothorax, caudad ins Vorderteil des Pleon, und zieht zu beiden Seiten ventral vom Ansatz der Schildepimere (Kiemendeckel) entlang. In dem Pericardsinus ist das Herz aufgehängt; die vom Herzen abgehenden Gefäße durchbohren das Pericardseptum. Außer dem Herzen liegen im Pericardsinus noch dorsale Stammuskeln (Strecker des Pleon); alle übrigen Organe liegen außerhalb.

Die muskulöse Wand des Herzens ist von Spaltöffnungen (Ostien) durchbrochen, durch deren geöffnete Lippen das Blut bei der Diastole aus dem Sinus ins Herz strömt, und die sich bei der Systole schließen. Bei der Systole strömt das Blut aus dem Herzen in die Aorta und die Arterien; in diesen eigenwandigen Gefäßen und ihren immer feiner werdenden Aesten und Zweigen fließt das Blut zu allen Organen und in alle Gliedmaßen, quillt schließlich aus den terminalen Oeffnungen ihrer kapillarenartigen Endzweige hervor und ergießt sich in die Lakunen der Leibeshöhle.

Während der folgenden zweiten Etappe bewegt sich das Blut in Lacunen, d. h. in einem Netzwerk von Hohlräumen, deren Gestalt von den sie umgebenden Organen abhängt und durch die Kontraktilität mancher Organe und die periodische Zu- und Abnahme anderer sich ändert. Den daraus entstehenden Störungen der Zirkulation wird einigermaßen dadurch abgeholfen, daß der Ventralsinus durch

Endophragmen geschützt ist, und daß in anderen größeren Lakunen die Stromrichtung durch Einschaltung bindegewebiger Septen geregelt wird. So gelangt das venöse Blut aus den peripherischen Ausläufern der Leibeshöhle in immer zentralere und größere Lakunen, bis es sich endlich in dem großen Ventralsinus des Thorax sammelt, der mit den Kiemen in direkter Verbindung steht.

Die Höhle des Stammes und jedes Zweiges einer Kieme ist der Länge nach durch ein Septum in zwei Kanäle geteilt, die nur an den Zweigenden ineinander übergehen, so daß das Blut zu einem langen, vielfach geschlängelten Wege gezwungen wird, auf dem es Zeit zu ergiebigem Gaswechsel findet. In den einen der beiden Kanäle der Kiemenstämme, und zwar in den an der ventrolateralen Seite gelegenen, tritt das Blut aus dem Ventralsinus in die Kieme, fließt aus dem anderen aus und gelangt in einen der Branchio-Pericard-Kanäle.

Für die nun folgende dritte Strecke der Blutbahn ist hermetischer Abschluß gegen die Umgebung von besonderer Wichtigkeit, um das in den Kiemen regenerierte Blut möglichst unvermischt mit dem verbrauchten Blut anstoßender Lakunen dem Herzen zuzuführen. Daher bildet das Bindegewebe um die von den Kiemen zum Herzen führenden Lakunen Wände, zwar nicht von der Selbständigkeit und der regelmäßigen Röhrenform wie um die Arterien, aber doch von ausreichender Geschlossenheit und Dichtigkeit, um ihren Inhalt vor Beimengungen zu schützen. Wir nennen solche Bahnen, zum Unterschiede sowohl von den Arterien als von den gewöhnlichen Lakunen, Kanäle; es gibt alle Abstufungen zwischen Lakunen und Kanälen; so sind die Blutbahnen innerhalb der Kiemen kanalartige Lakunen. Die 5 Branchio-Pericard-Kanäle steigen an der Lateralwand des Thorax dorsad auf und münden mit 5 (oder weniger) Oeffnungen in den Pericardsinus, aus dem das Blut vom Herzen durch die Ostien eingesogen wird. Dann beginnt der Kreislauf von neuem.

Vergleichen wir nun mit dem eben in seinen wesentlichen Bestandteilen geschilderten Blutgefäßsystem der Decapoden das der übrigen Crustaceen, so ergibt sich, daß es in dreierlei Hinsicht und in mannigfacher Abstufung unvollkommner als jenes ist, nämlich in der Lokalisierung der Respirationsorgane, in der Abgeschlossenheit der Bahnen, die das regenerierte Blut zum Herzen führen, und in der Ausbildung des arteriellen Gefäßsystems. Wir wollen die vergleichende Uebersicht mit dem Herzen und den Arterien beginnen.

1. Herz und Arterien.

Die Crustaceen zeigen alle Grade der Ausbildung arterieller Gefäße: von einem muskulösen pulsierenden Zentralorgan, das das Blut durch reich verzweigte Röhren an die Peripherie des Organismus und ins Innerste der Organe treibt — bis zu völligem Fehlen besonderer Organe für die Bewegung und Leitung des Blutstromes, so daß schließlich die Zirkulation bei den Cirripedien und bei den meisten Copepoden und Ostracoden in einem richtungslosen, durch Kontraktionen von Körper- und Darmmuskeln hervorgebrachten Fluktuieren besteht.

Das Herz der übrigen Krebse hat eine außerordentlich (zuweilen auch in derselben Unterordnung: Phyllopoda) verschiedene Aus-

dehnung. Bei den Phyllopoda anostraca ist es ein Schlauch, der sich durch die ganze Länge des Rumpfes erstreckt (Fig. 3); von ähnlicher Länge ist es auch bei den Ph. notostraca, Leptostraca

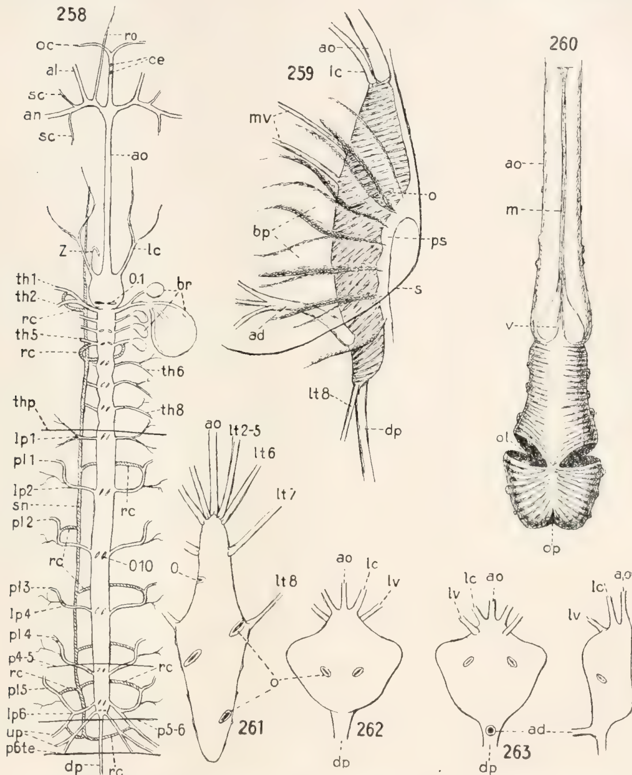


Fig. 258. Herz und Hauptarterien einer **Squilla**-Larve des letzten Stadiums; die Arteria subneuralis (*sn*), ventral unter dem Herzen gelegen, ist in der Zeichnung nach links verschoben (nach CLAUS, ergänzt). Fig. 259. Herz und Pericard von **Siriella**, lateral (nach CLAUS). Fig. 260. Herz von **Eucalanus** (nach CLAUS). Fig. 261. Herz von **Conilera**, dorsal (nach DELAGE). Fig. 262—264. Herz von **Potamobius**, dorsal, ventral und lateral (nach HUXLEY). *ad* Arteria descendens, *al* Antennulenarterie, *an* Antennenarterie, *ao* Aorta, *bp* Wülste, in denen das Blut zum Pericardsinus läuft, *br* Thoraxkiemen, *ce* Gehirnarterien, *dp* Art. dors. pleica, *lc* Art. lat. cephalica, *lp 1*, *lp 2* etc. Arteriae lat. pleicae des 1., 2. etc. Paares, *lt 1*, *lt 2* etc. Art. lat. thoracicae, *lv* Art. lat. viscerum, *m* Muskel, *mv* Art. medianae viscerum, *o* Ostium, *o 1*, *o 10* 1., 10. Ostienpaar, *oc* Arterienast der Komplexaugen, *ol*, *op* laterales, hinteres Ostium, *p 4—5*, *p 5—6*, *p6te* Grenzen zwischen dem 4. und 5. Pleonsegment und Telson, *pl 1*, *pl 2* etc. Arterienäste für das 1., 2. etc. Pleopodienpaar, *ps* Pericardsinus, *rc* Rami communicantes, *ro* Arterienast des Rostrums, *s* Schildrand, *sc* Schildarterien, *sn* Art. subneuralis, *th 1*, *th 2* etc. Arterien des 1., 2. etc. Thoracopods, *thp* Grenze zwischen Thorax und Pleon, *up* Arterienäste für die Uropodien, *v* Aortenklappe, *z* Arterienast für den hinteren medianen Schildstachel.

(Fig. 223), Stomatopoda (Fig. 258) und Anomostraca: sehr viel kürzer, aber noch schlauchförmig ist das Herz der Phyll. conchostraca, Arthrostraca (Fig. 16, 261, 265) und der meisten Schizopoda (Fig. 259), während es sich bei den übrigen Entomostraca (Cladocera Fig. 229, Halocyprididae, Cypridinidae, Branchiura, Copepoda gymnoplea Fig. 260) und bei Sympoda, Dichelopoda (Fig. 250) und Decapoda (Fig. 228, 262—264) mehr oder minder der Form eines Sackes nähert, dessen Breite die Länge sogar übertreffen kann.

Von den Oeffnungen des Herzens ist die vordere überall arteriell, d. h. eine Ausgangsöffnung, die in die Aorta oder einen ihr ähnlichen Kanal führt. Bei den Entomostraken ist sie der einzige Ausgang; das hintere Herzende ist bei ihnen entweder geschlossen oder (Phyllopoda anostraca, conchostraca, Copepoda Fig. 260) gleich den lateralen Ostien eine (venöse) Eingangsöffnung. Bei den Leptostraca und Malacostraca dagegen hat das Herz soviel Ausgänge, wie Arterien von ihm abgehen. Die Zahl der venösen Ostien ist wie die Herzlänge sehr verschieden, ohne aber mit ihr immer zu korrespondieren. Die meisten Ostien, zugleich in streng paariger Anordnung und auf die Metamere zu je einem Paare verteilt, haben die Phyll. anostraca (wenigstens 18 Paare, Fig. 3), die Stomatopoda (13, Fig. 258) und die Phyll. notostraca (11); ähnlich verhalten sich die Ostienpaare (bei allerdings stark verminderter Zahl) der Phyll. conchostraca, Amphipoda, Schizopoda, und auch der Leptostraca, deren 7 Paare aber mit Lücken auf die Metamere verteilt sind (Fig. 223); unpaarige Ostien (ebenfalls geringer an Zahl als die vom Herzen okkupierten Segmente) haben Anisopoda und Isopoda (Fig. 261); bei den sackförmigen Herzen ist zwar die paarige Anordnung der Ostien vorhanden, die segmentale Verteilung aber nicht mehr nachweislich.

Das Herz wird in seiner Lage erhalten durch Ligamente, die von der Herzwand zum dorsalen Integument und Pericardseptum ziehen, und auch durch die Herzarterien, mit denen das Septum an den Durchtrittsstellen verwächst. Ligamente (die bei den Decapoda vielleicht Muskelfasern enthalten) und Arterien dürften elastisch sein, um durch ihren Zug die Saugkraft des Herzens bei der Diastole zu verstärken.

Das wesentliche Gewebselement (Bergh 1902, Lang 1902, Gadzikiewicz 1904, 1905) der Herzwand ist überall eine Schicht von quergestreiften Muskelfasern, die innen von einer sehr zarten, homogenen Intima, außen von einer bindegewebigen Adventitia (öfters mit Kernen in Längsreihen) bedeckt ist: an die Muskelschicht lagern sich oft Blutzellen, die mit ihr und miteinander mehr oder minder verschmelzen und ein Endothel vortäuschen können. Die Muskelschicht besteht aus zirkulären oder spiraligen, auch verästelten und verflochtenen Fasern und ist bisweilen in der Mediane dorsal und ventral von einer Art Längsnaht (Raphe) unterbrochen, die aus der Verwachsung der als Halbreifenpaare angelegten embryonalen Herzmuskelzellen (Cardioblasten) resultiert. Die Muskelfasern ordnen sich um die spaltförmigen Oeffnungen der Ostien in Ellipsen an, so daß bei der allgemeinen Kontraktion der Herzmuskulatur (Systole) die Ostien sich schließen müssen. Bei Decapoda wurden auch Muskelzüge quer durch die Herzhöhle beobachtet. Von den Gewebselementen des Herzens gehen auf die Aorta und Arterien nur die Adventitia über, die von einer homogenen Intima ausgekleidet wird und

in den dickeren Stämmen eine ringfasrige Struktur haben kann; die Gefäße haben also keine Muskeln. Endothel fehlt dem Herzen wie auch allen Gefäßen und ihren Zweigen; das Epithel an den Arterienzweigen der Decapoden ist kein dem Gefäßlumen zugekehrtes Endothel, sondern den Muskelzellen des Herzens äquivalentes Cölothel. Die Adventitia bildet auch die (sehr selten vermißten) zweiklappigen Ventile am Ursprung aller Herzgefäße; sie ragen in das Gefäß hinein, bei der Systole mit klaffenden Klappen, die sich schließen, wenn bei der Diastole der Blutdruck im Herzen unter den in den Gefäßen sinkt.

Das Lumen des Herzens ist der Rest des Blastocöls und entsteht, indem 2 Längsreihen von Mesodermzellen (Cardioblasten) sich halbmondförmig gegeneinander krümmen und mit den einander zugekehrten Zellzipfeln in der Mediane verwachsen; dies geschieht öfters mit dem ventralen Rande der beiden Zellreihen zuerst, und bei Decapoden bilden die Cardioblasten meistens zunächst eine Zellplatte, deren Lateralränder dann dorsad aufsteigen und sich zusammenschließen. Die Wachstumsrichtung der schlauchförmigen Herzen kann caudad (Phyllopoden, Stomatopoden) oder rostrad (Isopoden) sein oder (Amphipoden) vom mittleren Teil beiderseits gehen.

Außer dem Herzen kommen vereinzelt noch andere Blutmotoren bei Crustaceen vor. Mit Unrecht wurden dafür manche Membranen gehalten, die zur Regelung des Blutstromes in den Lakunen dienend, aktiv zu pulsieren schienen, während sie doch nur passiv bei den Herzkontraktionen mitschwingen. Als wirkliches akzessorisches Herz anzusehen ist aber das muskulöse Divertikel der Aorta bei Decapoden und Dicheloporen (Fig. 250 *cf*), zum Teil auch wohl die ampullenartige Erweiterung der Aorta bei Schizopoden, Isopoden, Anisopoden. Ferner haben die Branchiuren in der Schwanzplatte einen akzessorischen Blutmotor und Leptodora im 1. Thoracopod.

Bei der phylogenetischen Beurteilung des Herzens werden wir, wie bei der der Gliedmaßen und des Nervensystems, die Erstreckung des Organs über eine große Zahl von Segmenten und die Gleichförmigkeit im Bau seiner den einzelnen Metameren zugehörigen Abschnitte (diese Abschnitte werden mißverständlich als Herzkammern, besser als Cardiomere bezeichnet) als primitive, von den Protostraca überkommene Eigenschaften aufzufassen haben, und werden die Herzform, die uns die Phyllopoda anostraca und Stomatopoda darbieten, als die der Urform nächste ansehen. Ob die kürzeren Herzformen aus ihr durch Rückbildung der Muskulatur und Verschluß der Ostien an den terminalen Teilen des Schlauches entstanden sind, oder auch durch Unterdrückung mittlerer Teile, verbunden mit einem Zusammenrücken des vorderen und hinteren Teiles, muß dahingestellt bleiben.

Es scheint, daß das Herz der Protostraca nicht auf den Rumpf beschränkt war, sondern sich in die Kopfmetamere erstreckte; denn wenn für diese Annahme auch das in die Maxillarregion gerückte Herz der Cladocera und Ostracoda (als vielleicht sekundär verlagert) nicht beweiskräftig sein mag, so liegt doch bei den primitiv gebauten Herzen der Leptostraca (Fig. 223), Stomatopoda und Phyllopoda conchostraca das Vorderende des Herzens mit 1—2 Ostienpaaren im Kopf und läßt daher einen mit Ostien versehenen Kopfabschnitt des Herzens auch bei den Protostraca voraussetzen. Bei allen übrigen Krebsen ist der Kopfteil verloren gegangen (wie es scheint auch bei

den Phyllopoda anostraca und notostraca), und gewöhnlich ist die Reduktion noch ein paar Metamere caudad weiter vorgeschritten.

Noch allgemeiner und stärker hat sich der hintere Herzteil rückgebildet; er ist nur bei den Phyllopoda anostraca und Stomatopoda, zum Teil auch bei den Phyllopoda notostraca und Leptostraca erhalten; sonst reicht das Herz höchstens bis zum Hinterende des Thorax und gewöhnlich nicht so weit; die einzige Ausnahme machen die Isopoden, deren Herz ganz oder zum größten Teil im Pleon liegt (Fig. 265).

Die Verkürzung des Herzens bei Cladoceren, Copepoden etc. und sein völliger Schwund bei anderen Entomostraken hatte wohl einen anderen Grund als die Verkürzung des Herzens bei den Malacostraken. Bei jenen Krebsen handelte es sich um die Rückbildung eines im Zusammenhang mit der Reduktion der Segmentierung und Körpergröße immer entbehrlicher werdenden Organs, bei diesen um eine Folge der fortschreitenden Differenzierung und Zentralisierung der ganzen Organisation: bei jenen gingen die überflüssigen Herzstücke einfach verloren, bei diesen wurde die Muskulatur des sich behauptenden Herzstückes verstärkt und seine Wirksamkeit besser ausgenützt, indem durch Ausbildung von Arterien dem Blutstrom sichere Richtung und zweckmäßige Verteilung gegeben wurde. Warum der einen Unterordnung der Malacostraken der thoracale Herzabschnitt, der anderen der pleale und einer dritten beide Abschnitte erhalten blieben, läßt sich mit ziemlicher Sicherheit für die Gruppen angeben, die in den Besitz lokalisierter Kiemen und einer reinlicheren Scheidung des arteriellen und venösen Blutstroms gelangt sind: bei ihnen hat sich das Herz in dem Rumpfteil erhalten, an dem die Kiemen sitzen, also bei den Decapoden im Thorax, bei den Isopoden im Pleon und bei den Stomatopoden in beiden Rumpfteilen. Die Nachbarschaft von Herz und Kiemen hat eben den Vorteil, daß das in den Kiemen regenerierte Blut nur einen kurzen Weg zum Herzen hat und also weniger die Gefahr läuft, sich mit verbrauchtem Blut zu verunreinigen.

Wir gehen nun zu den Arterien über und wollen zunächst eine vergleichende Beschreibung von ihnen geben auf Grund der weiterhin zu erörternden Auffassung von ihrer phylogenetischen Entstehung.

In den Kopf gehen vom Herzen 3 Arterien (Fig. 228, 250, 258, 259, 262—264): die mediane Aorta (anterior) und zu ihren beiden Seiten das Paar der Arteriae laterales cephalicae. Der eigentliche und ihr allgemein zukommende Irrigationsbezirk der Aorta ist das Gehirn und bei den Podophthalma auch die in die Augenstiele gerückten Lobi optici. Das Verhalten der Aorta zum Gehirn ist dreifach: entweder geht sie über die dorsale und vordere Seite des Gehirns hinweg und gibt Aeste ventrad oder caudad an es ab (Decapoda, Dichelopoda, Stomatopoda), oder sie gabelt sich, am Gehirn angekommen, in zwei mediane Aeste, die das Gehirn umfassen und sich an seiner Ventralseite wieder vereinigen, wodurch ein (vertikaler) Pericerebralring entsteht (Anisopoda, Amphipoda), oder die Aorta tritt, nach Abgabe von Aesten ans Gehirn, zwischen Gehirn und Oesophagus durch den Nervenschlundring hindurch (Isopoda, Fig. 265). In den beiden

letzten Fällen gabelt sie sich ventral vom Gehirn in zwei laterale Aeste, die caudad gewendet den Oesophagus umgreifen. sich hinter ihm vereinigen und so den Periösophagealring bilden. Beschränkt auf den Irrigationsbezirk des Gehirns und der Augenganglien ist die Aorta der Decapoden und wohl auch der Dicheloponden und Schizopoden; ihre Antennulen, Antennen und Mandibeln? erhalten das Blut von Aesten der Arteriae laterales cephalicae. Bei den Stomatopoden aber kommen auch die Arterien der Antennulen und Antennen als Seitenäste aus der Aorta, während sich die Art. lat. cephalicae in die Mandibeln und beide Maxillen verzweigen. Bei den Isopoden endlich gehen die Arterien der Antennulen und Antennen zwar ebenfalls aus der Aorta hervor, aber die Mundgliedmaßen werden anderswoher irrigiert (S. 136); den Isopoden fehlen selbständige Art. lat. cephalicae (Fig. 261, 265). Auch den Amphipoden fehlen sie, und die Zweige ihrer Aorta sind kurz.

Am Vorderteil des Herzens finden sich zuweilen noch besondere Eingeweidearterien. Gewöhnlich werden Darm, Darmcoeca, Genitalorgane von diesem oder jenem geeigneten Zweige der Aorta oder der Lateralarterien irrigiert; bei den Decapoden und Dicheloponden aber ist für diese Organe ein Paar Arteriae laterales viscerum (hepaticae) vorhanden (Fig. 250, 262—264), und bei den Schizopoden (Fig. 259) erhalten sie ihr Blut, außer von den Art. lat. cephalicae, von einigen medianen Ventralarterien des Herzens (Art. medianae viscerum). Auf noch anderen Wegen fließt den Eingeweiden das Blut zu, wenn sie ganz oder zum Teil im Pleon liegen, wie die Darmcoeca und Genitalorgane der Stomatopoden und Paguridae (S. 149).

Von den nun folgenden Herzarterien, den Art. laterales thoracicae, haben die Stomatopoden die volle Zahl von 8 Paaren (Fig. 258), von denen die beiden vordersten jederseits mit gemeinsamem Stamme aus dem Herzen hervorgehen; jede Arterie geht in das zugehörige Thoracopod. Den Isopoden (Fig. 261, 265) fehlt das 1., dem Maxilliped entsprechende Paar; von den übrigen 7 Paaren entspringen die vordersten 4 mit gemeinsamem Stamme, so daß jederseits vom Herzen 4 Arterien abgehen, die die 7 Arterien für die 7 Peräopodien liefern. Nur wenige von diesen Arterien finden sich bei den Anisopoden und Amphipoden vor; auch erreichen sie die Beine nicht. Die Decapoden, Dicheloponden und Schizopoden (Fig. 259) besitzen nur ein unbedeutendes, vom hinteren Herzende abgehendes Paar, das der Lateralarterie des 8. Thoracomers entsprechen mag, aber nicht in das 8. Bein reicht; da diesen 3 Unterordnungen die vorderen 7 Paare (wie den Isopoden das 1. Paar) fehlen, müssen die Thoracopodien ihr Blut aus anderer Quelle beziehen. Es wird ihnen durch Vermittelung der Art. descendens zugeführt, einer unpaarigen Arterie, die am Hinterende des Herzens entspringt, ventrad und am Darm vorbeizieht, das Bauchmark durchdringt und in ein ventrales Längsgefäß, die Art. subneuralis, mündet (Fig. 228, 250, 259). Die Art. descendens der Decapoden ist ein unverästeltes Gefäß, das die Bauchganglienmasse hinter dem 6. Thoraxganglion durchbohrt; die der Dicheloponden gabelt sich in 2 Aeste, die hinter dem 4. und 7. Ganglion, und die der Schizopoden in 3 Aeste, die hinter dem 4., 6. und 7. Ganglion durch den Bauchstrang treten.

Die Arteria subneuralis, die an der Ventralseite des Bauchstranges entlangzieht und diesen aus oft sehr reichen und feinen

Kapillaren mit Blut versorgt, ist jenen 3 Unterordnungen nicht eigentümlich: sie findet sich auch bei Stomatopoden (Fig. 258) und Isopoden (Fig. 265). Bei Stomatopoden, vielen Decapoden und manchen Isopoden ist sie ein langes, vom Kopf zum Telson reichendes Gefäß; bei Schizopoden, vielleicht auch Dicheloρoden, geht sie caudad über den Thorax nicht hinaus, und ist bei Schizopoden und manchen Isopoden kein zusammenhängendes Gefäß, sondern nur in Bruchstücken vorhanden.

Während die Art. subneuralis, wie erwähnt, bei den Decapoden, Dicheloρoden und Schizopoden ihr Blut nur durch die Art. descendens aus dem Herzen erhält, steht sie bei den Stomatopoden und Isopoden an mehreren Stellen mit Herzgefäßen in Verbindung, und zwar durch die Rami communicantes, die von den (zu den Thoracopodien ziehenden) Art. laterales thoracicae sich abzweigen, mediad gehen und in die Art. subneuralis münden (Fig. 258, 265). Im Gegensatz zu der medianen Descendens, die das Bauchmark durchbohrt, um zur Subneuralis zu gelangen, sind die Rami communicantes also laterale, wenn auch öfters nur einseitig vorhandene Arterien, und sie erreichen die Subneuralis ohne Durchbohrung des Bauchmarks. Wenn in einem Segment auf beiden Seiten ein solcher Verbindungszweig da ist, so entsteht ein ringsum geschlossener, Darm, Bauchstrang und andere Organe umfassender Arterienring; nicht selten aber ist er einseitig, so daß nur ein Halbring entsteht. Die Stomatopoden haben einen Halbring im 1. und einen Ring im 5. Thoracomer, ferner Halbringe in variabler Verteilung in den Pleomeren, wo die Pleopodienäste der Art. dorsalis pleica durch einseitige R. communicantes mit der Subneuralis verbunden werden. Die Arterienringe kommen bei Isopoden nur im Thorax vor, bei den einzelnen Arten in verschiedener Zahl und in verschiedenen Thoracomeren. Die Subneuralis der Isopoden (und Anisopoden?) hat aber noch einen besonderen Anschluß an die Herzgefäße, indem sie vorn mit dem erwähnten Arterienschlundring (Periösophagealring) kommuniziert; sie sieht hier aus wie ein aus diesem Ring entspringendes caudades Mediangefäß, so wie sie bei manchen Decapoden das Aussehen einer rostraden Fortsetzung der Art. descendens hat.

Außer den genannten Verbindungen, durch die das Blut aus dem Herzen in die Subneuralis fließt, gibt es bei Stomatopoden und Decapoden noch am hinteren Körperende Anastomosen zwischen den Endzweigen der Subneuralis und der Art. dorsalis pleica, die einen perirectalen Arterienring bilden können.

Die Funktion der Subneuralis ist bei den Stomatopoden mit der Irrigation des Bauchstranges ziemlich erschöpft, wenn ihre Zweige auch wie überall die benachbarten Teile der Bauchwand und Muskeln versorgen mögen. In anderen Unterordnungen gehen von ihr auch Zweige an die Mundgliedmaßen, bei den Isopoden außerdem in das 1. Thoracopod und in die Protopodite der Pleopodien. Ausgedehnter ist ihr Irrigationsbezirk bei den Decapoden, Dicheloρoden und Schizopoden. Da hier, wie erwähnt, keine Arterien vom Herzen zu den Thoracopodien gehen, so ist der Subneuralis die Aufgabe zugefallen, das ihr von der Descendens zugeführte Blut nicht nur zu den Mundgliedmaßen, sondern auch in die Maxillipeden und Peräopodien zu leiten, so daß also hier die Arterien dieser Gliedmaßen Seitenäste der Subneuralis sind (Fig. 228).

Die letzte der aus dem Herzen entspringenden Arterien ist die Art. dorsalis pleica. Wie die Aorta vom Vorderende, geht sie vom Hinterende des Herzens ab, ist daher bei den Stomatopoden nur kurz (Fig. 258) und bei den Schizopoden und Decapoden (Fig. 228) am längsten; dem blind endigenden Herzen der Isopoden fehlt sie. Wie jedem Thoracomer kommt auch jedem Pleomer 1 Paar lateraler Arterien zu, die bei den Stomatopoden und Isopoden vom Herzen selber entspringen, bei den anderen Unterordnungen aber von der Art. dorsalis pleica, die hier den Platz des Herzens einnimmt. Solcher Art. laterales pleicae haben die Stomatopoden 7 Paare, die mit Ausnahme des 1. Paares sich in die Pleopodien und Uropodien verzweigen (über die Verschiebung des Irrigationsbezirkes s. S. 151). Auch bei den Isopoden könnte man 6 Paare zählen, doch sind jederseits die 6 Arterien miteinander (zuweilen auch mit der 8. Art. lat. thoracica) zu einem Stamm verschmolzen, so daß tatsächlich nur 1 Paar Art. laterales pleicae mit je 6 Aesten vorhanden ist, von denen aber nur die letzten bis in das zugehörige Beinpaar (Uropod) reichen. Ein ähnliches, aber weniger ausgebildetes Paar haben auch die Anisopoden. Gesondert entspringen aus der Dorsalis pleica die 6 Paare der Seitenarterien bei den Decapoda macrura, deren Pleopodien sie irrigieren; bei den anderen Decapoden zeigen die Dorsalis wie die Laterales sekundäre Unregelmäßigkeiten. Die variierende Zahl und Größe der Pleopodien der Schizopoden bedingt bei ihnen auch die der Art. laterales pleicae. Rudimente dieser Arterien finden sich auch bei Amphipoden und Sympoden.

Aus der vorstehenden Uebersicht ergibt sich, daß das Arteriensystem der Decapoden, Stomatopoden, Isopoden, auch der Dichelopoden und Schizopoden am besten ausgebildet ist, daß es bei den Anisopoden und Amphipoden große Lücken aufweist und bei den Leptostraken nur geringe Ansätze dazu da sind, die sich bei den Entomostraken auf eine Aorta beschränken oder auch ganz fehlen; über Anomostraca und Sympoda mangeln ausreichende Angaben.

Die Phylogenese des Arteriensystems denken wir uns folgendermaßen. Von dem langgestreckten, mit metamerischen Ostienpaaren versehenen Herzen der Protostraca ging rostrad die Aorta, laterad in jedem Segment 1 Paar Arterien ab; die Lateralarterien verkümmerten bei den Entomostraca völlig, und in verschieden hohem Grade auch bei den Leptostraca und einem Teil der Malacostraca; bei anderen Malacostraca aber vervollkommneten sie sich durch Ausbildung der Verzweigung, und dabei pflegte sich zugleich, im Zusammenhang mit der Verkürzung des Herzens, die Zahl der Hauptstämme durch Verschmelzungen zu vermindern. Als eine Neuerwerbung der Protomalacostraca aber (die allerdings nicht in allen Malacostrakenzweigen festgehalten wurde) sehen wir die Art. subneuralis an. Denn, obwohl das Gefäßsystem mancher Anneliden, bei denen das Rücken- und Bauchgefäß durch tonnenreifenartige Gefäßringe verbunden sind, eine auffällige Aehnlichkeit mit dem der Stomatopoden und Isopoden hat, deren beide Längsgefäße ebenfalls durch solche Ringe in Verbindung stehen, scheint die Ableitung der Subneuralis der Malacostraca vom Bauchgefäß der Anneliden doch untunlich, weil jene subneural, dieses supraneural ist.

Die zu den Cephalomeren gehörigen Lateralarterien des Herzens sind, wie sich erwarten läßt, nur in einem Paare (Art. laterales

cephalicae) vorhanden, das entweder selbständig ist oder sich teilweise oder ganz mit der Aorta vereinigt; es irrigiert überall die Antennulen und Antennen, aber nur bei den Stomatopoden auch die 3 Mundgliedmaßen, deren Irrigation durch die Subneuralis in anderen Unterordnungen als sekundär anzusehen ist.

Die volle, der Zahl der Rumpfmetamere der Malacostraca entsprechende Zahl von 8 Arteriae laterales thoracicae und 7 pleicae haben sich nur die Stomatopoden bewahrt: doch sind bei ihnen die Wurzeln der beiden vordersten Paare nicht mehr getrennt. Beträchtlich vermindert ist ihre Zahl bei den Isopoden: das 1. Paar ist geschwunden, die Stämme der 2.—5. Thoraxarterie und ebenso die der Pleonarterien sind verschmolzen, so daß nur das 6., 7. und (meist auch das) 8. Paar Thoraxarterien selbständig sind und also höchstens 5 Stämme von Lateralarterien jederseits vom Herzen abgehen. Die Funktion des 1. Paares, die Irrigation des Maxillipeden, haben Aeste der Subneuralis übernommen. Diese hier begonnene Uebertragung der ursprünglich von den lateralen Herzarterien besorgten Irrigation der Thoracopodien an die Subneuralis ist nun bei den Decapoden, Dicheloopoden und Schizopoden viel weiter ausgedehnt, und zwar auf sämtliche Thoracopodien, so daß in diesen Unterordnungen die Art. laterales thoracicae (ausgenommen das 8. verkümmerte Paar) überflüssig wurden und eingingen, und nur die Art. laterales pleicae in einer den Pleomeren entsprechenden Zahl erhalten blieben.

Ehe wir auf die Entstehung und Bedeutung der Art. subneuralis eingehen, wollen wir einiger Arterien gedenken, die nicht in die Reihe der metamerischen Arterien zu gehören scheinen und oben als Eingeweidearterien bezeichnet wurden. Da Darm, Darmcoeca und Genitalorgane der Malacostraca offenbar von Zweigen verschiedener, nicht homologer Arterien irrigiert werden, deren Lage gerade dieser Funktion günstig ist, werden wir auch die Herzarterien, die diese Organe bei Decapoden, Dichelopoden und Schizopoden versorgen, als sekundär für diese Funktion entstanden ansehen dürfen; jedenfalls ist diese Auffassung für die unpaarigen Eingeweidearterien der Schizopoden gültig, während das Arterienpaar (Art. hepaticae) der Decapoden und Dichelopoden sich vielleicht auch aus den Herzarterien der Mundgliedmaßen herleiten ließe, die, in ihrer ursprünglichen Funktion durch Subneuralisäste ersetzt, als Eingeweidearterien verwendet wurden.

Die Arteria subneuralis dürfte ihre Entstehung dem Bedürfnis des Bauchstranges nach ausreichender Blutversorgung verdanken. Daß sie mit dem Herzen und den Herzgefäßen auf so verschiedenartige Weise verbunden ist, und daß sie in manchen Fällen kein einheitliches Gefäß bildet, sondern aus Bruchstücken besteht, läßt schließen, daß sie jünger ist als die Herzarterien und in Abhängigkeit von diesen entstand. Man kann sich den Vorgang ihrer Entstehung folgendermaßen denken. Aus den zu den Gliedmaßen gehenden lateralen Herzarterien traten Zweige an die Ganglien des Bauchstranges: die späteren Rami communicantes; deren Zweige zogen an der Ventralseite des Bauchstranges entlang und bildeten Anastomosen von einem Ganglion zum anderen, die sich dann zu einem ventralen Längsgefäß, eben der Subneuralis, zusammenschlossen. Diese erhielt zunächst, und erhält bei Stomatopoden und Isopoden noch, das Blut vom Herzen durch die Rami communicantes, bei den Isopoden außerdem durch die Anastomose, die sie vorn mit dem Arterienschlundring einging. Wenn

nun aus einzelnen Gliedmaßenarterien und ihren Rami communicantes reichlicheres Blut als aus anderen in die Subneuralis strömte, so konnte es leicht geschehen, daß durch andere R. communicantes das Blut nicht mehr in die Subneuralis trat, sondern umgekehrt aus der überfüllten Subneuralis durch diese Rami in den distalen Teil der Gliedmaßenarterien floß, wodurch dann das proximale (zwischen Herz und Ramus gelegene) Stück dieser Arterien überflüssig wurde und verschwinden konnte. Auf solche Weise mögen die Herzarterien der Mundgliedmaßen und bei Isopoden auch die des 1. Thoracopods durch Arterien ersetzt worden sein, die jetzt als Aeste der Subneuralis erscheinen, in Wirklichkeit aber = Ramus communicans + distales Stück der lateralen Herzarterie sind. Ein Bedürfnis nach weiterer Ausdehnung dieses Vorganges mußte bei noch stärkerer Verkürzung des Herzens eintreten; denn aus dieser ergab sich Platzmangel für die

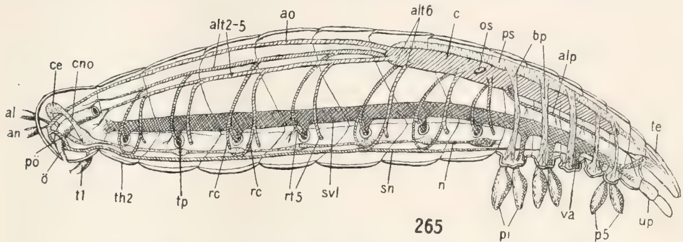


Fig. 265. Schema des Zirkulationssystems eines **Isopoden** (nach Delage, mit Abänderungen). Herz und Arterien sind schräg, der Ventralsinus gekreuzt schraffiert, Nervensystem punktiert. *al* Antennula, *alp* Arteria lat. pleica, *alt 2-5* die zu jederseits einem Stamm verschmolzenen Lateralarterien des 2.—5. Thoracomers, *alt 6* Art. lat. thoracica des 6. Thoracomers, *an* Antenne, *ao* Aorta, *bp* Branchio-Pericard-Kanäle, *c* Herz, *ce* Gehirn, *cno* Schlundkonnektive, *n* Bauchmark, *ö* Oesophagus, *os* Ostium, *p 1, 5* 1., 5. Pleopod (Kieme), *pö* arterieller Periösophagealring, *ps* Pericardsinus, *rc* Rami communicantes zwischen den Art. laterales und der Subneuralis, *rt 5* Aeste der Art. lat., die zum 5. Thoracopod gehen, *sn* Art. subneuralis, *svl* lateraler Abteil des Ventralsinus, *t 1* 1. Thoracopod (Maxilliped), *te* Telson, *th 2* 2. Thoracomer, *tp* Rumpfgelenke der Thoracopodien, *up* Uropod, *va* Kanäle, die das Blut aus dem Ventralsinus in die Pleopodienkiemen leiten.

Wurzeln der lateralen Herzarterien und damit eine zweite Ursache zur Reduktion (durch Verkümmerung oder Verschmelzung) ihrer Zahl; so fielen im Thorax der Schizopoden, Dichelopoden und Decapoden die proximalen Stücke aller Herzarterien fort — bis auf eine, deren Wurzel in die Mediane des Herzens rückte: ihr proximales Stück wurde zur Art. descendens. Diese Arterie scheint bei den Decapoden aus einer Lateralarterie des 6. Paares hervorgegangen, bei Schizopoden und Dichelopoden aus einseitigen Arterien zweier oder mehrerer Paare verschmolzen zu sein. Daß die Descendens der einseitige Rest eines Arterienpaares ist, dessen eine Arterie verkümmerte, wurde für Potamobius ontogenetisch nachgewiesen.

2. Lakunen.

Die Angaben über den lakunären Teil der Zirkulation sind unsicherer als über den arteriellen, da er sich meistens, zum Teil sogar in durchsichtigen Tieren, der Beobachtung entzieht. Indessen läßt sich für ihn folgendes Schema aufstellen.

Das Blut fließt in den dorsalen Lakunen, namentlich im Pericardsinus, rostrad, in den ventralen Lakunen caudad; es biegt in den Kopflakunen aus der rostraden Dorsalströmung in die caudade Ventralströmung, und in den Lakunen des hinteren Rumpfendes aus der caudaden wiederum in die rostrade Strömung um. Aus dem caudaden Ventralstrom zweigen sich jedoch jederseits laterale Nebenströme ab, die dorsad aufsteigen und durch Lücken im Pericardseptum in den Pericardsinus eintreten. In diese lateralen Zweigströme sind die Respirationsorgane eingeschaltet.

Das vorderste, dem Kopfsegment angehörige Paar von diesen Zweigströmen ist nur bei solchen Arten oder Jugendstadien ausgebildet, die mit Schild oder Schale versehen sind (Phyllopoda notostraca, conchostraca, Cladocera, Ostracoda, Leptostraca, Anisopoda, Schizopoda, larvale, zum Teil auch adulte Decapoda und Stomatopoda). Es tritt von vornher jederseits zwischen die Wände dieser Duplikaturen ein, bildet dort zunächst einen caudaden Lateralrandstrom, der sich dann zwischen den Konnektivbalken in dorsocaudade und dorsade Strömchen auflöst, die sich in der Mediane zu einem (meist unpaarigen, bei den Anisopoden paarigen) rostraden Dorsalstrom wieder vereinigen: dieser ergießt sich ins Pericard und wird von den vorderen Ostien ins Herz aufgenommen. Diese Krebse haben also einen besonderen Teilkreislauf für den Kopf, in welchem Schild oder Schale als Kopfkieme funktionieren. Bei Arten mit gut ausgebildeten Kopfarterien führt der Zweigstrom des Kopfes nur solches Blut in Schale und Schild, das an der Irrigation der Kopforgane teilgenommen hat. Wenn aber die Aorta mangelhaft ausgebildet ist (Phyllopoda, Leptostraca), so mischt sich diesem Strom noch Blut bei (und tritt mit ihm zusammen in die Schale ein), das sich sofort nach seinem Austritt aus der Aorta oder vorderen Herzöffnung rückwärts wendete, ein auffälliger Vorgang, da dies Blut, als eben aus dem Herzen kommend, der Respiration nicht bedürfen sollte.

Die folgenden lateralen Zweigströme des caudaden Ventralstromes nehmen ihren Weg durch die Gliedmaßen des Rumpfes und steigen aus diesen und aus ihren als Kiemen funktionierenden Bestandteilen dorsad zum Pericard auf; ob das von diesen dorsaden Strömen ins Pericard gebrachte Blut reines Kiemenblut oder wie stark es mit venösem Blut vermischt ist, hängt davon ab, ob und in welchem Grade die dorsaden Lakunen zu Kanälen abgedichtet sind.

Dem oben skizzierten Schema entspricht der Blutlauf am besten bei Arten, deren Blut nur rostrad aus dem Herzen ausströmt und bei denen besondere Respirationsorgane entweder kaum vorhanden (Copepoda) oder aber gleichmäßig über den größten Teil des Rumpfes verteilt sind (Phyllopoda anostraca). Wo dagegen das Blut durch Arterien allen Organen zugeführt wird, besteht der caudade Ventralstrom nicht bloß aus dem ihm vom Kopfe her zufließenden Blut, sondern es mündet in ihn während seines ganzen Laufes von überall her das den Zweigenden der Arterien entquollene Blut und ersetzt das Blut, das der Ventralstrom durch die Kiemen und die Branchiopericard-Kanäle hindurch an den Pericardsinus abgibt. Eine weitere Modifikation zeigt das Schema bei Arten, deren Respirationsorgane am Thorax lokalisiert sind. Bei ihnen muß das dem Hinterleibe durch die Arterien zugeführte Blut nach dessen Irrigation entweder ohne vorherige Aufnahme von Sauerstoff in den rostraden Dorsalstrom um-

biegen und ins Pericard eintreten (Anisopoda, Amphipoda, Schizopoda), oder es muß, um zu den Thoraxkiemen zu gelangen, im Pleon auch in den ventralen Lakunen rostrad fließen (Decapoda).

Die Crustaceen haben, wie alle Arthropoden, ein arterielles Herz, aber es scheint nicht, daß bei irgendwelchen Krebsen im Pericardsinus und im Herzen rein arterielles, mit verbrauchtem ganz unvermischtes Blut enthalten ist. Verbrauchtes Blut tritt durch Lücken im Pericardseptum in den Sinus zuweilen vorn neben der Aorta ein, öfters auch in die hintere Oeffnung des Sinus und meistens durch mehr oder minder segmental angeordnete laterale Spalte, dies überall da, wo diese Spalte nicht die Mündungen gut abgedichteter Branchiopericard-Kanäle (Kiemenvenen) sind. So beschaffene Kanäle werden aber nur den Decapoden zuerkannt. Da nun bei den Decapoden das Pericardseptum sonst keine Lücken zu haben scheint, und in den Pericardsinus also nur das Blut aus den Branchiopericard-Kanälen und aus den Schildepimeren eintreten kann, so würde das Blut in Pericardsinus, Herz und Arterien der Decapoden rein arteriell sein, wenn nicht doch einiges (allerdings spärliches) venöse Blut in den Sinus gelangte: das Blut nämlich, womit die den Sinus deckende Tergitwand des Schildes und die im Sinus liegenden dorsalen Stammmuskeln irrigiert werden (Fig. 215).

Die Hauptrichtungen des Blutstromes in den lakunären Bahnen — dorsal-rostrad und ventral-caudad — die auch den Anneliden zukommen, dürfen wir auch bei den Protostraca voraussetzen. Zugleich nehmen wir an, daß die Zweigströme, die das Blut aus dem Ventralstrom durch die Respirationsorgane nach dem Dorsalsinus in regeneriertem Zustande zurückführen, sich (gleich den Cardiomeren mit ihrem Ostien- und Arterienpaar und gleich den respiratorischen Anhängen der Gliedmaßen) in jedem Metamer wiederholten; jedoch waren die den Kopfmetameren angehörigen Zweigströme schon bei den Protostraca zu einem, den Schild (Kopfkieme) durchlaufenden Strompaare vereinigt. Mit der Verkürzung des Herzens und des Pericardsinus und mit der Beschränkung der Kiemen auf gewisse Metamere wurden auch die dorsaden Zweigströme des Rumpfes lokalisiert, und ihre Bahnen wurden um so besser gegen die Umgebung abgeschlossen, je mehr das Bedürfnis der Organe nach Irrigation mit möglichst sauerstoffhaltigem Blute wuchs.

3. Blut und blutbildende Organe.

Das Blut (Hämolymphe) ist eine farblose oder gelblich bis rötlich gefärbte Flüssigkeit, die bei den meisten Crustaceen amöboide Leukocyten führt; jedoch wurden diese unter den Ostracoden nur bei Gigantocypris, unter den Copepoden nur bei Mytilicola und Caligidae gefunden. Die jungen Leukocyten sind hyalin; später speichern sie Reservematerial in Form von Körnern in sich auf und funktionieren vorübergehend auch als Phagocyten. Sie scheinen überall aus Bindegewebszellen diffus entstehen und sich als schwimmende Zellen (amitotisch) vermehren zu können. Bei den adulten Malacostraca ist jedoch ihre Entstehung und Vermehrung (durch Mitose) hauptsächlich in den globuligenen Organen (Blutdrüsen) lokalisiert, d. h. in Anhäufungen hüllenloser Knötchen in der Wand venöser Blutlacunen. Die Amphipoden haben 1 Paar solcher Organe in der Stirn, die Mysididae

1 laterodorsales Paar am Vordermagen, die Isopoden 3 Paare am Pericardseptum im 7., 8. Thoracomer und 1. Pleomer (Oniscus, Ligia), von denen das vorderste (Asellus) oder hinterste (Gnathia) fehlen kann; bei den Stomatopoden liegt das globuligene Organ der Art. subneuralis an (vom 6. Thoracomer bis zum 6. Pleomer); bei den Decapoden, ebenfalls unpaarig, liegt es an der Aorta oder in deren Nähe; bei den Paguridae und einigen Eucyphidea umhüllt es sie der ganzen Länge nach, bei anderen Eucyphidea nur an der Basis des Rostrums, und bei vielen anderen Decapoden verbreitet es sich von der Aorta nach beiden Seiten über den Magen; an dieser Stelle liegt es auch bei den Anomostraca. (Cuénot 1905, Bruntz 1907, Kollmann 1908.)

Phyllopoda (Claus 1873, 1886, Sars 1887a, 1896a, Nowikoff 1905a). Der Herzschlauch reicht aus der hinteren Kopfregion bei Anostraca (Fig. 3) ins Analsegment (bei Branchipus mit 18, bei Polyartemia mit noch mehr Ostienpaaren), bei Notostraca bis ins 11. Rumpfsegment (11 Paare), bei Conchostraca (Fig. 295) bis ins 3. oder 4. Rumpfsegment (meist 4, bei Limnetis 3 Paare). Vorn und hinten geht das Herz in eine aortaähnliche Lakune oder kurze Aorta über; bei Apus ist es hinten geschlossen; die (vordere) Aorta hat bei Apus ein Paar Seitenäste und bei Conchostraca ein Klappenventil. — Das Pericardseptum läßt sich auch bei den Arten mit verkürztem Herzen bis gegen das hintere Rumpfende verfolgen. Bei den Anostraca geht alles in den Kopf eingetretene Blut (in Augen und Kopfgliedmaßen ist die Richtung distad in der vorderen und proximad in der hinteren Lakune) in den caudaden Ventralstrom über, aus dem erst in den beinlosen Segmenten dorsade Nebenströme (dicht vor den hinteren Segmentgrenzen) in den Pericardsinus führen. Bei den Conchostraca soll das aus der Aorta strömende Blut sich in 3 Teilströme spalten: der eine Teilstrom irrigiert den Kopf und tritt gemeinsam mit dem zweiten in die Schale ein; der dritte soll sofort caudad umbiegen, dicht unter dem Pericardseptum bis ins Rumpfende fließen, hier umbiegen, als rostrader Ventralstrom die Beine irrigieren und durch die 3 hinteren Ostienpaare ins Herz gelangen.

Cladocera (Weismann 1874, Claus 1876b, 1877a, Herrick 1885, Hérouard 1906, Gerschler 1910). Fig. 229. Herz in der Maxillarregion gelegen, mit 1 Paar lateraler Ostien, sackförmig (bei Sida eher schlauchförmig); Aorta bei Bythotrephes lang, bei Leptodora bulbusartig erweitert. Ostien quer, schräge oder (Leptodora) längs gerichtet, in der hinteren Herzhälfte gelegen, nie zu einem unpaarigen Spalt vereinigt. Muskelreifen (Penilia hat 30) bei Daphniidae in einer dorsalen und ventralen Längslinie, bei Leptodora auch in 2 lateralen Linien zusammenstoßend.

Ostracoda (Claus 1891a, 1895b, Lüders 1909). Herz nur bei Cypridinidae und Halocyprididae vorhanden (Fig. 257), in der Maxillarregion, sackförmig, mit 1 Paar laterodorsaler Ostien am hinteren Teil; Muskelfasern der Herzwand sehr zahlreich und fein. Bei Gigantocypris geht von der ventralen Fläche des Herzens ein Paar „Lymphröhren“ zum Magen, die sich verzweigen und den Darm mit Kapillaren umspinnen; die aus den Darmzellen in das den Darm umhüllende bindegewebige Maschenwerk gelangte Lymphe wird von den Kapillaren aufgesogen und durch die Röhren dem Herzen zugeführt; diese sind durch Lippenventile gegen das Herz verschließbar.

Branchiura (Wilson 1904, Grobben 1908). Das im 4. Thoracomer gelegene Herz hat nur 1 Paar lateraler Ostien (die Existenz eines zweiten ventralen, zuweilen zu einem unpaaren Spalt verschmolzenen Paares ist unwahrscheinlich) und geht vorne (ohne Ventil) in eine sehr lange Aorta aus, die erst vor dem Magen sich in die Kopflakune öffnet. Nahe am Abgang vom Herzen hat die Aorta in der Ventralwand einen von einem Muskelwulst umgebenen und durch ihn verschließbaren Spalt, aus dem das Blut in den zirkumgenitalen Sinus tritt (aber nur zeitweilig; vielleicht ist der Spalt ein Sicherheitsventil). Die Aortenwand ist nicht muskulös, aber an der Ventralseite beim ♀ auffällig verdickt. Die Zirkulation hat typischen Verlauf. Als akzessorisches Herz (Nebenherz) funktioniert die Schwanzplatte; durch die rhythmischen Kontraktionen ihrer longitudinalen und dorso-ventralen Muskeln wird der caudade Ventralstrom verstärkt, und sein rostrader Rückstrom wird durch die mit den Herzschlägen synchronischen Schwingungen einer Muskelklappe verhindert, so daß das ganze aus dem Vorderleib in den Ventralsinus der Schwanzplatte geflossene Blut dorsad zu den venösen Ostien des Herzens gedrängt wird; die Muskelklappe ist eine Membran, die hinten im 4. Thoracomer von der ventralen und lateralen Wand gegen den Darm hin aufsteigt und sich bei Kontraktion ihres freien muskulösen Randes an den Darm anlegt. Ein besonderer Pericardsinus existiert nicht.

Copepoda (Claus 1863a, 1881, Heider 1879, Steuer 1903). Herz (nur bei den Gymnoplea und bei Misophria vorhanden) im 2. und 3. Thoracomer, sack- bis schlauchförmig, mit einem venösen Ostienpaar im 2. Thoracomer und einem unpaarigen Ostium am Hinterende (ebenfalls durch Lippenventil verschließbar); das Vorderende des Herzens geht entweder klappenlos in die Kopflakune über, oder ist durch ein Taschenventil verschließbar und in eine Aorta verlängert, die bis ans Gehirn reichen und sich gabeln kann (Eucalanus Fig. 260). Ringmuskeln der Herzwand verästelt. Die Entstehung des Herzens fällt bei Calanus in das 1. Copepodidstadium. — Während eigenwandige Blutgefäße sonst stets vom Herzen ausgehen, sind sie auch bei einigen Dichelestiidae (Lernanthropus, Mytilicola) vorhanden, die wie alle Parasiten kein Herz haben (daß ein solches bei jungen Achtheres und Tracheliastes vorhanden sei, wird mit Recht bezweifelt). Diese Tiere besitzen ein System von Röhren, erfüllt von einer gelben bis roten, zellenlosen Flüssigkeit, das aus 2 vorn kommunizierendcn longitudinalen Hauptstämmen und davon abgehenden, auch in die Gliedmaßen eintretenden Gefäßen besteht; diese anostomosieren bei Lernanthropus und sind in dessen Hautlappen besonders reich verzweigt. Die Wand dei Röhren ist eine elastische, (abgesehen von flachen Kernen) strukturlose Membran. Die Blutbewegung wird durch den Darm bewirkt. Die physiologischen Vorteile des Einschlusses des Blutes in solche Röhren sind nicht ersichtlich.

Leptostraca (Claus 1888). Der Herzschlauch (Fig. 223) reicht aus dem Kopf bis in die Mitte des 4. Pleonsegmentes; 7 Paar querer Ostien: 1., 2., 3. und 7. Paar lateral, 4., 5., 6. Paar nahe der dorsalen Mediane; 1. und 2. Paar liegen in der Maxillarregion, 3. Paar zwischen dieser und dem 1. Thoraxsegment, 4. Paar im 2. Segment, 5., 6., 7. Paar im 4., 5., 6. Segment; Ostien des 7. Paares viel größer als die übrigen. Das Herz ist rostrad über das 1. Ostienpaar hinaus verlängert und geht am Pylorusmagen in einen aortaartigen Kanal über; sonst gibt es von Arterien nur die A. pleica, von der 2 Aeste abgehen. Arterienartige Kanäle, aber mit Lücken in den Wänden, finden sich auch in

Augen und Gliedmaßen, besonders Antennen. Adventitia mit Längsreihen großer Kerne. Das Blut fließt vorn aus dem Aortensinus in einen großen Sinus zwischen den Darmcoeca, aus dem es teils in den Kopf und seine Anhänge, teils, zusammen mit einem Teil des aus dem Kopf zurückkehrenden Blutes, in den lateralen Randkanal der Schale getrieben wird; das übrige Kopfblut bildet den caudaden Ventralstrom, der Zweigströme durch die Beine schickt und in den vorderen Pleonsegmenten vermutlich auf den rostraden Pleonstrom trifft (d. h. auf das aus der hinteren Herzarterie ins Pleon geflossene und daraus zurückkehrende Blut, das an der ventralen wie dorsalen Seite fließt, da das Pericardseptum nicht weit ins Pleon reicht); beide Ströme steigen im Vorderpleon vereint dorsad auf und werden durch das hinterste Ostienpaar ins Herz aufgenommen.

Anisopoda (Delage 1881, Blanc 1884, Claus 1887b). Der Herzschlauch reicht vom Hinterrande des Cephalothorax (d. h. 2. Thoracomers) bis ins letzte Thoraxsegment. Bei Leptochelia (Paratanais) und Heterotanais liegt je ein (bei Heterotanais nicht ganz symmetrisches) Ostienpaar im 4. und 5. Thoracomer. Apseudes hat im 4. Thoracomer ein linkes Ostium und hinten im 5. Thoracomer ein Paar, dessen rechtes Ostium nach hinten verschoben ist; bei Embryonen mit bereits pulsierendem Herzen sind indessen 2 Paar symmetrischer Ostien vorhanden: die Verwachsung der Lippen des rechten vorderen Ostiums und die Verschiebung des hinteren rechten Ostiums tritt erst später ein. Das Herz geht vorn in eine Aorta aus und gabelt sich hinten in ein Paar Arteriae pleicae, die bis ins Endsegment reichen und in einige oder alle Pleomere Zweige abgeben. Andere Arterien gibt es bei Leptochelia nicht, während bei Heterotanais im 4. Thoracomer ein Paar starker Arterien (vermutlich zu den Scherenbeinen) und bei Apseudes wenigstens 3 Paare (im 5., 6., 7. Thoracomer) vom Herzen abgehen. Die Aorta bildet über dem Kaumagen eine Ampulle und weiterhin den medianen Pericerebralring; hinter, von und vor dem Ringe gibt sie Zweige ab und gabelt sich vorn in paarige Aeste. Einige Zweige, nicht bei allen Arten die gleichen, gehen in die Schildduplikatur, und ein vorderes Astpaar bildet den Periösophagealring, von dem die Zweige zu den Mundteilen und vielleicht auch ein Stück Subneuralis abgehen. Das Pericardseptum beginnt vorn am Herzen und reicht hinten bis ans Telson. Die aus den Thoracopodien zum Pericard führenden Lakunen liegen zwischen den Vor- und Rückwärtsbewegern der Beine und sind kanalartig, obwohl die Peräopodien keine respiratorische Funktion haben dürften; das Blut scheint aus dem Ventralsinus durch segmentale Lücken des Pericardseptums direkt in den Pericardsinus fließen zu können.

Isopoda (Delage 1881, Huet 1883, Rosenstadt 1888, Lloyd 1908). Fig. 261, 265. Das hintere Ende des Herzens liegt meistens an der Grenze zwischen dem 5. und 6., nie vor dem 3. Pleomer; das Vorderende reicht selten (Jaera) bis ins 3. Thoracomer, oft bis an die Grenze zwischen dem 5. und 6. Thoracomer (Asellus, Idotea, Ligia), zuweilen aber nur bis an die Vordergrenze (Bathynomus) oder in die Mitte (Anilocra) des hintersten Thoracomers. Das Herz ist meist schlauchförmig (bei Sphaeroma nahezu sackförmig); sein (zuweilen langer, Ligia) hinterer Abschnitt hat keine Oeffnungen. Die Ostien liegen laterodorsal, das vorderste im letzten (selten vorletzten) Thoraxsegment oder noch weiter hinten, das hinterste im 3. oder 4. Pleonsegment. Ihre Zahl ist

meist 4; bei Sphaeroma bilden sie zwei symmetrische Paare, gewöhnlich aber alternieren sie (Asellus, Conilera, Paranthura, Gnathia); nur 2, ebenfalls asymmetrische Ostien, ein rechtes und ein linkes, haben Anilocra, Bathynomus, Idotea, Ligia. Bei jungen Tieren liegen die Ostien symmetrischer. Die Arterien sind reich verzweigt. Die Aorta bildet über dem Magen eine Ampulle, irrigiert Hirn, Augen, Antennulen und Antennen und bildet den Periösophagealring (fehlt bei Gnathia), aus welchem Zweige zu den Mundteilen gehen und aus dem die Art. subneuralis entspringt. Diese gibt ein Zweigpaar an den Maxilliped ab; ihre folgenden Zweige (bei Conilera bilden sie um jedes Bauchganglion einen Kranz) zeigen im Thorax nicht immer segmentale Anordnung und dringen nur im Pleon bis in die Protopodite der Beine vor. Die Subneuralis ist meistens (auch bei Oniscoidea) kontinuierlich, bei Idotea und Ligia jedoch nur vom letzten Thoraxsegment an, wo sie aus dem hintersten Arterienring entspringt; im Thorax existieren von ihr öfters nur kurze Stücke, die von den Arterienringen abgehen; bei Gnathia fehlt sie ganz. Die vorderste Seitenarterie des Herzens (aus den Art. lat. thor. 2—5 verschmolzen) irrigiert Darm, Darmcoeca, Genitalorgane, Muskeln und schickt je einen Ast in die 4 vorderen Peräopodien; ebenso gehen die folgenden 3 Arterien (Art. lat. thor. 6, 7, 8) in die 3 hinteren Peräopodien; alle 7 Arterien irrigieren auch die Epimere und Oostegite, und oft treten sie durch Anastomosen oder mediad gehende Zweige mit der Subneuralis in Verbindung; die dadurch entstehenden Arterienringe im Thorax haben Idotea und Ligia in verschiedenen Segmenten (nie im letzten), Anilocra und Sphaeroma nur im letzten Segment. — Das Paar der Art. lat. pleicae entspringt gewöhnlich an der ventralen (bei Bathynomus an der lateralen) Seite des Herzens vorn im Pleon, bei Anilocra verschmelzen die beiden Arterien zu einem medianen Gefäß, das sich alsbald wieder gabelt, und bei Ligia und Porcellio haben sie mit den Art. lat. thor. 8 gemeinsamen Ursprung. Die 5—6 Zweige jeder Art. pleica sind kurz; nur die Endzweige gehen in die Uropodien und das Telson.

Das Pericardseptum begleitet das Herz; hinten öffnet sich der Sinus im letzten Rumpfsegment in eine unpaarige oder paarige Dorsallakune; im Pleon wird das Septum nur von den Branchiopericardkanälen durchbohrt; weiter vorn kommuniziert der Sinus durch Lücken des Septums mit benachbarten Lacunen. Vom Ventralsinus pflegt im Thorax jederseits ein lateraler Längssinus abgeteilt zu sein; doch hat die Grenzmembran schon hier Lücken und im Pleon hört sie auf. — Fast alles venöse Blut fließt zum caudaden Ventralstrom zusammen (aus den Thoracopodien zunächst in die lateralen Abteile), strömt ins Pleon und tritt hier durch je einen Kanal in die als Kiemen funktionierenden Pleopodien; in den Kiemenlamellen fließt es am Medialrande distad, am Lateralrande wieder proximad, und durch je ein Paar (die gewöhnliche Zahl von 5 Paaren kann durch Verschmelzung reduziert sein) von Branchiopericardkanälen ins Pericard. Den Weg durch die Kiemen machen n i c h t mit: geringe Blutmengen, die schon im Thorax durch Lücken im Pericardseptum in den Pericardsinus eintreten, ferner Reste des Ventralstromes, die, an den Kiemen vorbeigeflossen, sich in Uropodien und Telson ergießen, und endlich das Blut, das den Uropodien und dem Telson durch die Art. pleicae zugeführt wird; aus diesen hinter den Kiemen gelegenen Körperteilen strömt das Blut in die erwähnte Dorsallakune des Telsons und weiter in die hintere Pericardöffnung, ohne vorher Sauerstoff aufgenommen zu haben; es scheint aber nicht

ganz ausgeschlossen, daß dies im Telson und im sogenannten Kiemendeckel geschehn kann.

Die Verminderung der Zahl und Verästelungen der Arterien, die sich bei Gnathia findet, geht bei Bopyrus noch weiter: hier fehlt nicht bloß die Subneuralis, sondern die ganze ventrale Körperhälfte ist arterienlos. Das Herz ist ein kurzer Sack im Vorderteil des Pleons mit 2 Paar symmetrischen Ostien; aus ihm entspringt nur die Aorta, von der jederseits, außer kleinen Eingeweidezweigen, 7 Arterien zu den 7 hinteren Thoracomeren und ihren Beinen gehen; das vorderste Paar versorgt zugleich den Magen und die davor liegenden Organe. Die lateralen Abteile des Ventralsinus sind gut abgegrenzt und, statt sich im Pleon zu verschmelzen, gabeln sie sich in je 2 Schläuche.

Amphipoda (Claus 1879, 1887a, Delage 1881, Mayer 1882, Della Valle 1893). Der Herzschlauch (Fig. 16) reicht meistens aus dem Vorderteile des 2. Thoracomers (bei manchen Platyscelidae erst des 4.) bis ins 7. (bei Caprellidae nur ins 6.) Thoracomer. Er hat gewöhnlich je 1 laterales Ostienpaar im 3., 4. und 5. Thoracomer, von denen die beiden vordersten bei den Caprellidae enger und weniger aktiv sind als das hinterste; das vorderste Paar fehlt den Platyscelidae und oft auch den ♂ der Phronimidae; Corophium hat nur das eine Paar im 5. Thoracomer. Außer der Aorta und der Art. dors. pleica gehen vom Herzen nur bei den Hyperioidea noch Arterien ab, und zwar je 1 Paar im 4. und 5., zuweilen noch eines im 6. Thoracomer; diese Arterien enden einfach oder verästelt im perienterischen oder ventralen Sinus. Die Aorta gibt nur wenige und kurze Arterien ab (an die Kopforgane). Zwar bildet sie bei den Gammaroidea öfters den pericerebralen Gefäßring (es kann zwischen den beiden das Gehirn umfassenden Aesten noch ein dritter das Gehirn durchsetzen), und die beiden Aortenäste können sich, wie es scheint, sogar wieder vereinigen und dann den Periösophagealring bilden; aber meistens ist der vordere Teil des Hirnringes und der Schlundring lakunär. Eine Subneuralarterie fehlt stets. Die zuführenden Kanäle in den Antennulen der Caprellidae und in den Beinen der Hyperioidea sind zuweilen arterienähnlich. Die Art. dors. pleica teilt sich bei den Gammaroidea im 2. oder 3. Pleonsegment, bei Caprellidae im letzten Thoraxsegment, in 2 oder 3 ganz kurze Aeste und endet bei den Hyperioidea ungeteilt im 3. Pleonsegment.

Das Pericardseptum reicht nach vorne und hinten soweit wie das Herz und setzt sich bei den Hyperioidea sogar bis an die Enden der Aorta und Art. dors. pleica fort; durch ein ebenfalls horizontales, wenn auch kürzeres und nicht lückenloses Septum wird vom Ventralsinus der perienterische Sinus und durch seitliche Längssepten je ein Lateralsinus abgeteilt. Das ganze dem Kopf von der Aorta zugeführte Blut sammelt sich nach Speisung der Kopforgane zum caudaden Strom im Ventralsinus, aus dem das Blut in die Epimere, die Rumpfbeine und die Kiemen der Thoracopodien tritt. In den vorderen 4 Peräopodien, sowie in den Kiemen, läuft der distade Strom an der hinteren, der proximade an der vorderen Seite, in den 3 hinteren Peräopodien umgekehrt. Aus jedem Bein führt ein (bei Orchestia, Talitrus gefäßartiger) Kanal nahe an der lateralen Segmentwand hinauf ins Pericard; durch diese Kanäle geht ein Teil des Blutes aus den Beinen etc. direkt ins Pericard, ein anderer aber quillt wieder in den Ventralsinus. In den hinteren Pleonsegmenten biegt der Ventralstrom dorsad und rostrad um, stößt auf den aus der

Art. dorsalis pleica kommenden Strom, überwältigt ihn und tritt mit ihm zusammen ins Pericard.

Anomostraca (Smith 1909). Der lange Herzschlauch, am Vorderende erweitert, reicht vom 1. bis zum 8. Thoraxsegment, hat aber nur ein Paar Ostien (im 3. Segment). Hinten geht er in eine (kontraktile?) Arteria dorsalis pleica aus, und neben der Aorta entspringt ein Paar Art. lat. cephalicae. Ferner soll aus dem Herzen im 7. Thoraxsegment eine Art. descendens entspringen, ventrad ziehen und in eine „Ventralarterie“ münden, die auf der dorsalen Seite des Bauchstranges liegt (wie es scheint seiner ganzen Länge nach); außerdem soll eine kurze Subneuralarterie da sein. Ueber den Verlauf der Gefäße ist sonst nichts bekannt, nur daß die Blutlakune am Grunde jeder Gliedmaße durch einen Kanal mit dem Pericardraum kommuniziert.

Sympoda (Dohrn 1870a, Sars 1899—1900). Herz spindelförmig, vorne in den Cephalothorax, hinten in das 6. Thoracomer hineinragend, mit breiten Ringmuskelbändern und 3 Paar lateralen, symmetrischen Ostien, von denen das mittelste das größte ist. Außer der Aorta und der Art. dors. pleica scheinen vorne ein Paar lateraler, hinten ein Paar mehr ventraler Arterien vom Herzen abzugehen, doch sind die Angaben über die Arterien unsicher und widersprechend. Das Herz entsteht aus einer kompakten Gruppe von Mesodermzellen.

Schizopoda (Delage 1883, Claus 1884a). Nur bei Mysididae untersucht. Fig. 259. Herz schlauch- bis (Arachnomysis) sackförmig, reicht aus der Maxillengegend meist bis ans oder ins 7. (bei Siriella ins 8.) Thoracomer. 2 Paar Ostien im 2. und 3. Thoracomer, enge zusammen, das vordere laterodorsal, das hintere lateroventral. Herzarterien vor den Ostien: Aorta, 1 Paar Art. lat. cephalicae und 2 Art. medianae viscerum; dahinter: Art. descendens, das dem 8. Paar entsprechende Paar der Art. lat. thoracicae und die Art. dors. pleica. Die Aorta, hinter dem Cardiamagen ventrad erweitert, gabelt sich in der Stirn in die beiden Art. ophthalmicae; wo die Hirnarterien von ihr abgehen, und ob sie oder die Art. lat. cephal. die Aeste für die Antennulen, Antennen und Mundteile liefert, ist strittig. Die Art. lat. cephalicae irrigieren die Darmcoeca, und ebenso geben die kleinen Art. med. viscerum Zweige an Darm und Darmcoeca. Die Art. descendens teilt sich in 3 mediane Aeste, die hinter dem 5., 6. und 7. Thoraxganglion zwischen den Konnektiven des Bauchstranges hindurchtreten. Der vorderste Ast geht im 5. Thoracomer in die Art. subneuralis über; diese setzt sich caudad nicht fort, geht aber rostrad bis in die Mundgegend und gibt je 1 laterales Astpaar an die 2. Maxille und die vorderen 5 Thoracopodien ab. Der 2. Ast der Descendens teilt sich ventral vom Bauchstrang in ein Astpaar für das 6. Thoracopod; der 3. Ast schickt Zweige in das 7. Thoracopod und gabelt sich in 2 Endzweige für das 8. Thoracopod. Wie in Gehirn und Augen ist die kapillare Verzweigung auch im Bauchstrang reich. Die dünnen, kurzen Art. lat. thor. 8 irrigieren Darm und Muskeln. Die Art. dors. pleica reicht ins Telson; von ihren 6 Paar Aesten geht das letzte Paar in die Uropodien, die übrigen aber nur in die längeren Pleopodien der ♂.

Ein sehr großer Teil des aus Kopf und Kopfgliedmaßen zurückkehrenden Blutes durchströmt die Schalenduplikatur, ein geringer Teil tritt in den Pericardsinus neben der Aortawurzel direkt ein. Das aus dem caudaden Ventralstrom in die Thoracopodien geflossene Blut steigt

dorsad zum Pericard in, wie es scheint, gut abgeschlossenen Kanälen auf, die außen an der Lateralwand des Thorax als (dorsad konvergierende) Wülste hervortreten (Fig. 218, 259). Die Gefäßähnlichkeit dieser Kanäle läßt vermuten, daß sie trotz des Mangels eigentlicher Kiemen an den Thoracopodien oxygeniertes Blut führen, sei es daß der Sauerstoff in den Beinen oder in den zartwandigen Wülsten aufgenommen wurde. Im Pleon strömt das Blut in dorsalen und ventralen Lakunen rostrad; der ventrale Strom steigt vorn im Pleon, besonders aber in den hinteren Thoraxsegmenten dorsad auf und gelangt hier, zusammen mit dem dorsalen Pleonstrom und mit dem aus dem thoracalen Ventralsinus und den übrigen Thoraxlakunen caudad zufließenden Blut, ins Pericard.

Dichelopoda (Chun 1895—96). Das kurze Herz von Stylocheiron (Fig. 250) liegt im hinteren Teile des Cephalothorax und reicht mit seinem Hinterende beinahe unter den hinteren Schildrand; das mittlere der 3 Paare lateraler Ostien ist etwas dorsad gerückt. Die Aorta bildet vor dem Gehirn an ihrer Hinterseite ein kugliges Divertikel („Stirnherz"), das sich zwischen die lateralen Hirnlappen einsenkt und in einen dicken Belag mannigfach sich kreuzender Muskelfasern eingehüllt ist; dann gibt die Aorta caudad die Art. cerebralis ab und gabelt sich in die beiden Art. ophthalmicae. Die Art. lat. cephalicae teilen sich am Cardiamagen und irrigieren mit dem Vorderast die Antennulen; die Art. lat. viscerum verästeln sich an Darmcoeca und Ovarien; die Art. lat. thoracicae 8 sind klein. Die Art. descendens gabelt sich in einen Vorderast, der den Bauchstrang zwischen dem 4. und 5. Thoraxganglion, und einen Hinterast, der ihn zwischen dem 7. und 8. Ganglion durchbohrt. Verlauf der Art. subneuralis und dors. pleica unbekannt. Form und Lage des Herzens, sowie Zahl und Verlauf der Hauptarterien scheinen bei Euphausia und Nematoscelis ähnlich zu sein; das Stirnherz fehlt bei ihnen und bei Thysanoessa.

Decapoda (Claus 1884a, Bouvier 1891, Cano 1893a, Coutière 1899, Borradaile 1901, Pearson 1908, Fuliński 1908). Fig. 228, 262—264. Herz sackförmig mit 3 Paar Ostien (bei den Macrura je 1 dorsales, laterales und ventrales, bei den Brachyura 2 dorsale und 1 laterales; nur für die Alpheidae werden 5 Paar Ostien angegeben); das hinterste Ostienpaar fehlt den Zoëen noch. Aorta gerade, dicht unter der Schildwand gelegen, mit muskulöser Ampulle vor dem Cardiamagen (bei den Macrura ist die muskulöse Wand der Ampulle mit den Kaumagenmuskeln verwachsen und ihr Lumen von 2 Muskelbändern durchzogen), irrigiert das Gehirn mit wenigstens einem ventralen Ast und gabelt sich in die Art. ophthalmicae. Von den Art. lat. cephalicae (Art. antennariae) gehen Aeste an Genitalorgane, Magen, Magenmuskeln, Antennenniere, Rostrum, Augenstiele, in die Antennulen, Antennen und die Rumpfmuskeln der Mandibeln; bei den Phyllosomen irrigieren die Art. cephal. auch die larvalen Darmcoeca. Die medioventrad gekehrten Enden der beiderseitigen Art. ceph. anastomosieren öfters und vereinigen sich zu einem medialen Ast, der bei den Macrura caudad bis zum Oesophagus zieht und dort mit der vorderen Endgabel der Art. subneuralis anastomosiert. Die Art. lat. viscerum sind große Hepatopancreas-Arterien, außer bei den Paguridae, wo sie klein sind und nur den Darm versorgen. Die Art. descendens entspringt vom hinteren Teil des Herzens (Brachyura) oder aus der Wurzel der Art. dors. pleica (Macrura) und geht rechts oder links vom Darm zwischen Darmcoeca und Genitalorganen ungeteilt zur Art. subneuralis. Bei allen Macrura und vielen Brachyura durch-

bohrt sie das Bauchmark zwischen den Ganglien des 6. und 7. Thoracopods; daß sie bei einigen Cyclometopa und bei den Oxyrrhyncha hinter der Ganglienmasse in die Art. subneuralis übergeht, ist eine sekundäre Aenderung des primitiveren Verhaltens der übrigen Decapoden, da die Durchbohrung des Bauchmarks bei der Zoea von Maja noch stattfindet. Die Art. lat. thoracicae 8 entspringen bei den Macrura entweder beide von der Wurzel der Art. dors. pleica, oder es geht eine von ihnen von der Wurzel der Art. descendens ab; bei Anomura und Brachyura rückt ihr Ursprung an der Art. dors. pleica weiter caudad.

Die Art. dors. pleica der Macrura, wenigstens so dick wie die Art. descendens, schickt im Pleonsegment 1—5 je ein Paar lateraler Aeste in Muskeln, Darm und das zugehörige Pleopodienpaar (bei den Alpheidae ist jedoch das Paar des 1. Pleonsegmentes unbedeutend und wird durch einen Ast des 2. Paares ersetzt); sie gabelt sich im 5. oder 6. Segment, und die Zweige der Gabeläste versorgen das 6. Segment, die Uropodien und das Telson. In einen der Gabeläste mündet die Art. subneuralis, oder diese gabelt sich ebenfalls und jeder Subneuralisast tritt mit dem gleichseitigen Dorsalisast in Verbindung, so daß ein perirectaler Arterienring entsteht. Ein ähnliches Arteriensystem hat das Pleon auch bei manchen Anomura und Brachyura; im allgemeinen aber weicht es von dem der Macrura ab durch die Neigung der Dorsalarterie zu Asymmetrien in Lage und Verästelung, durch rostrades Vorrücken ihrer Gabelung und dadurch, daß Verbindungszweige zwischen ihren Aesten und denen der Subneuralis schon in den vorderen Pleonsegmenten auftreten. Gewöhnlich ist die Dorsalarterie, wie bei den Macrura, stärker als die Subneuralis, und diese kann sich schon in den vorderen Pleonsegmenten auflösen (Porcellana, Coenobita) und sogar fehlen (Pagurus); umgekehrt aber kann auch die Dorsalarterie bei weitem kürzer und dünner sein als die Subneuralis (Oxyrhyncha). Bei den Paguridae, deren Subneuralis in das Pleon wenig oder gar nicht eintritt, ist der Art. dorsalis die Irrigation des Pleons allein zugewiesen; sie gabelt sich bei ihnen vorn im Pleon in 2 asymmetrische Längsäste, die mit ihren Zweigen nicht nur Muskeln und Bauchmark, sondern auch die ins Pleon verlagerten Genitalorgane und Darmcoeca irrigieren.

Die Art. subneuralis gabelt sich am Vorderende in 2 Aeste, die den Oesophagus umfassen und Zweige an ihn, die Antennenniere, ferner in die Mandibeln, 1. und 2. Maxille schicken. Darauf folgt je ein Astpaar (nicht immer ganz symmetrisch) für die 8 Thoracopodien; die Aeste des 7. und 8. Paares entspringen bei manchen Brachyura aus jederseits einer gemeinsamen Wurzel; in höherem Maße sind die Wurzeln bei Larven vereinigt, so daß bei Porcellana-Larven nur 1 Paar dicke, in die Beine verzweigte Stämme von der Subneuralis abgehen. Die Mündung der Descendens in die Subneuralis liegt (entsprechend der Durchtrittsöffnung im Bauchmark) meistens zwischen den Arterien des 6. und 7. Thoracopods; wo die Descendens aber die Ganglienmasse nicht durchbohrt, sondern von hinten umgreift und dann rostrad in die Subneuralis umbiegt, machen die Arterien der hinteren Peräopodien und das ins Pleon tretende Stück der Subneuralis den Eindruck, als seien sie Aeste der Descendens. Der hintere, das Pleon durchziehende Teil der Art. subneuralis, von dem schon oben die Rede war, hat meist nur kurze, unregelmäßige Aestchen für Bauchmark und Muskeln, die sich in den Ganglien aber, ebenso wie in denen des Thorax, ungemein reich und fein verzweigen. Bei den jüngsten Zoeen wird von der Subneuralis

zuerst das Stück in der Gegend der Maxillipeden sichtbar; es steht bereits mit der Descendens in Verbindung.

Es scheint, daß bei den adulten Decapoden der Pericardsinus keine anderen Zugänge hat als die jederseits 5 (die Zahl kann durch Vereinigung benachbarter Kanäle vermindert werden) Mündungen der Branchiopericardkanäle und die Mündung des dorsalen Mediankanales des Rückenschildes, dessen bei Larven beobachtete Funktion als Kopfkieme aber vielleicht nicht bei allen Arten im adulten Stadium andauert. Der Ventralsinus (Sternalsinus) des Thorax (der hinter dem Oesophagus aus 2, durch mediane Lücken kommunizierenden Längshälften besteht) wird jederseits durch 5 kurze Kanäle mit einem parallelen, an der Basis der Kiemen entlangziehenden Lateralsinus verbunden; jeder Lateralsinus empfängt das Blut aus den Lakunen der Peräopodien derselben Körperseite, und aus dem Lateralsinus tritt das Blut durch einen Kanal in jede Kieme (Fig. 215). Diese zuführenden Kanäle setzen sich in den Kiemen an der ventrolateralen Seite fort; die ausführenden Kanäle der gegenüberliegenden Kiemenseite vereinigen sich zu je einem der 5 an jeder Lateralwand des Thorax dorsad aufsteigenden Branchiopericardkanäle. Bei Birgus geht, entsprechend der Ausbildung der Medialwand der Branchiostegite zu dem hauptsächlichsten Atemorgan (Fig. 220), der größte Teil des venös gewordenen Kopfblutes zwischen die Wände der Branchiostegite und durchläuft die Lungenbäumchen, indem es die Richtungen des Schildblutstromes der anderen Decapoden im ganzen einzuhalten scheint.

Stomatopoda (Claus 1883). Fig. 258. Der sehr lange Herzschlauch reicht von der Maxillarregion bis ans Ende des 5. Pleonsegmentes; sein Vorderteil (bis zum Austritt der 1. Art. lat. thoracica) ist bei Larven zum Vorderherzen erweitert. Die Ostien (13 Paar) liegen dorsal; das vorderste (größte) Paar, am Hinterende des Vorderherzens gelegen, gehört wohl zum letzten Kopfmetamer; die folgenden liegen zu je 1 segmentalen Paare im 4. Thoraxsegment bis 5. Pleonsegment (der vorderen Grenze der Segmente nahe); im 5. Pleonsegment liegen außer dem 11. Ostienpaar noch das 12. und das kleine 13. Paar enge beieinander (im Hinterende des Segmentes). Das 1.—3. Thoracomer haben also keine Ostien (auch bei der jüngsten Pseudozoea nicht, wogegen die jungen Antizoeen im 2. und 3. Thoraxsegment je 1 Paar haben), und die beiden Ostienpaare des 6. Pleomers und des Telsons sind ins 5. Pleomer gerückt. Zwischen den Ostien und der Abgangsstelle der Arterien besteht insofern eine Beziehung, als das 1. Paar Thoraxarterien dicht hinter dem 1. Ostienpaar und alle Arterien vom 4. Thoraxpaar an lateral von je einem Ostienpaar entspringen.

Die Aorta gibt ein Paar lateraler Aeste ab, die sich in die Antennulen, Antennen und den anterolateralen Schildrand verzweigen (aus nur einem der beiden Aeste geht auch ein Zweig ins Rostrum) und irrigiert das Gehirn mit 2 ventralen Medianästen, deren Endzweige im Gehirn anastomosieren sollen. Am Vorderrand des Gehirns gabelt sich die Aorta in die beiden Art. ophthalmicae. — Die Art. lat. cephalicae entspringen von den anterolateralen Zipfeln des Vorderherzens und verästeln sich im Schilde, in Lippen, Mandibeln und beiden Maxillen; von einer der beiden Art. ceph. geht auch ein Zweig zum hintern Medianstachel der Larven. — Die Art. lat. thoracicae des 1. und 2. Paares haben jederseits eine gemeinsame, die des 3.—8. Paares gesonderte Wurzeln; alle schicken je einen Ast in das zugehörige Thoracopod. Von dem zum 1. Thoracopod (Putzbein) führenden Ast der linken oder rechten Arterie

des 1. Paares geht ein dicker Ramus communicans zur Art. subneuralis, in die er zwischen dem 1. und 2. Thoraxganglion (ohne das Bauchmark zu durchbohren) mündet; ein derartiger Ramus verbindet die Art. lat. thoracicae des 5. Paares beiderseits mit der Subneuralis. Die Art. lat. thor. 6, 7 und 8 geben jederseits einen weit in die Dorsalmuskeln des je vorhergehenden Segmentes verzweigten Ast ab. — Die Art. subneuralis, die das Bauchmark mit reich verzweigten Aestchen versieht, setzt sich rostrad bis gegen den Schlundring fort, caudad bis ins 6. Pleomer, wo sie sich gabelt. — Die Verzweigung der 7 Paare der Art. lat. pleicae ist insofern auffällig, als das vorderste, im 1. Pleonsegment entspringende Paar keinen Ast in das 1. Pleopodienpaar schickt (sondern nur die Muskeln etc. des 1. Pleon- und 8. Thoraxsegmentes irrigiert), dies Beinpaar vielmehr seine Arterienäste vom 2. Paar der Art. lat. pleicae erhält, und ebenso die übrigen Pleopodien und die inneren Organe jedes Pleonsegmentes von dem Arterienpaar des folgenden Segmentes irrigiert werden. Das 6. Paar der Art. lat. pleicae aber, das demgemäß je einen Ast ins 5. Pleopodienpaar schickt, irrigiert außerdem auch die Uropodien, unterstützt durch Anastomosen aus dem 7. Arterienpaar, das sich hauptsächlich in die Muskeln des 6. Segmentes verästelt. Auch im Pleon gibt es Rami communicantes zwischen den Herzarterien und der Subneuralis; sie sind variabel und fast immer einseitig ausgebildet; nur die von den Arterien des 6. Paares kommenden R. communicantes sind stets beiderseits vorhanden, und in den Uropodast dieser Arterien mündet jederseits einer der beiden Terminalzweige der Subneuralis. — Bei den Larven fließen laterodorsale Ströme des aus dem Kopf zurückkehrenden Blutes in den Schild und vereinigen sich in ihm mit dem Blut, das durch die Schildäste der Kopfarterien in den Schild eintritt, zu dem rostraden Medianstrom, der vom Vorderherzen aufgenommen wird. Das aus den Maxillipeden zurückkehrende Blut tritt zum Teil in den caudaden Ventralstrom ein, zum Teil nimmt es seinen Weg durch die Blattkiemen (Eintritt durch die Mittelbahn, Austritt durch die Randbahnen) und gelangt von hier durch Branchiopericardkanäle ins Pericard. Sobald nach der Metamorphose die Kiemen an den Pleopodien entwickelt sind, ist die Zirkulation im Pleon ganz ähnlich: ein Teil des aus den Pleopodien zurückkehrenden Blutes geht durch die Kiemen und von da in Kanälen zwischen den Vor- und Rückwärtsziehern der Beine zum Pericard. Der hinten angelangte Rest des caudaden Ventralstromes vermischt sich mit dem Blute, das die hintersten Arterien den Uropodien zugeführt haben, und wird mit diesem in die hintere Oeffnung des Pericardsinus aufgenommen.

VIII. Exkretionsorgane und andere Drüsen.

Als Exkretionsorgane im engeren Sinne funktionieren bei den Crustaceen: 1) Nephridien (Nieren), d. h. selbständige, aus exzernierenden und ausführenden Abschnitten bestehende Organe, 2) Zellen des Mitteldarmepithels, 3) Nephrocyten, 4) Nephrophagocyten. Die Funktion von Phagocyten versehen: 1) die genannten Nephrophagocyten, 2) die phagocytären Organe, 3) Leukocyten.

Die Crustaceen haben 2 Paar Nephridien: die Antennenniere (Antennendrüse) im Metamer der Antenne und die Maxillenniere (Maxillendrüse) im Metamer der 2. Maxille; sie münden im proximalen Gliede der Gliedmaßen dieser Metamere oder ganz in ihrer Nähe am

Rumpf. Den Ausdruck Schalendrüse, meist für die Maxillenniere, aber auch für die Antennenniere gebraucht, vermeiden wir schon wegen seiner Zweideutigkeit.

Die beiden Paare der nierenartigen Organe sind so übereinstimmend gebaut, daß schon darum an ihrer Homonomie nicht zu zweifeln ist. Ein drittes homonomes Organpaar von ähnlicher Funktion besitzen die Crustaceen nicht, und es pflegt sogar von den beiden Paaren nur eines zu derselben Zeit ausgebildet und in Funktion zu sein. Nur bei den Süßwasser-Ostracoden und in reduzierter Form auch bei Leptostraken finden sich beide Nierenpaare als definitive Organe zugleich vor. Sonst ist meist die Maxillenniere das definitive Exkretionsorgan der adulten Tiere, nämlich bei Phyllopoda, Cladocera, Cirripedia, Branchiura, Copepoda, Anisopoda, Isopoda, Sympoda, Anomostraca, Stomatopoda, und nur bei den Amphipoda, Schizopoda, Dichelopoda und Decapoda ist es die Antennenniere. Aber das bei adulten Tieren fehlende oder verkümmerte Nierenpaar kann bei ihren embryonalen und larvalen Stadien vorhanden und in Funktion sein, während in diesen Stadien dagegen das Nierenpaar der Adulten fehlt oder noch mangelhaft funktioniert. So ist die Antennenniere, die den adulten Copepoden fehlt und bei den adulten Phyllopoden und Cladoceren höchstens in verkümmertem Zustande vorkommt, bei den Larven der Copepoden und Phyllopoden gut ausgebildet und versieht die Funktion, die in späteren Lebensstadien die Maxillenniere übernimmt. Das Umgekehrte geschieht bei den Decapoden: ihre Larven haben funktionierende Maxillennieren, die sich zurückbilden, während die Antennenniere sich ausbildet.



Fig. 266. Antennenniere von **Mysis** (nach Grobben). *blr* Blutlakunen, *ea* Harnleiter, *es* Cölomsack, *hb* Harnblase, *rc* Nephridialgang.

Die Antennenniere liegt bisweilen ganz im Coxale der Antennen (Phyllopoda, Cladocera), meist aber mit ihrem größeren Teil im benachbarten Leibeshöhlenraum, und bei den Ostracoden zwischen den Wänden der Schalenduplikatur; auch die Maxillenniere, die nie in der Gliedmaße liegt, schiebt sich bei Phyllopoda notostraca, conchostraca und Cladoceren zwischen die Schalen- und Schildwände weit hinein.

Beide Nierenpaare bestehen, wo sie gut ausgebildet sind, aus 3 Abschnitten: dem Cölomsack (Endsäckchen), dem Nephridialgang (Harnkanälchen, Schleifenkanal) und dem Harnleiter (Ureter); der peripherische Teil des Nephridialganges kann zur Harnblase erweitert sein. Cölomsack und Nephridialgang sind die exzernierenden Abschnitte; der Harnleiter hat die Exkrete nur auszuführen. In

mangelhaft ausgebildeten oder verkümmerten Nieren scheint sich hauptsächlich der Cölomsack zu behaupten.

Der Harnleiter, der von einer Einstülpung des Integuments gebildet wird, ist nie sehr lang und kann auch wohl ganz fehlen; seine chitinige Intima ist bisweilen durch Leisten und Ringel versteift.

Der Nephridialgang ist meistens ein Schlauch, der sich in Biegungen und Schleifen von sehr verschiedener Zahl hin und her windet. Die gewöhnlich aus der Vermehrung seiner Schlingen resultierende Vergrößerung der exzernierenden Fläche seines Lumens wird bei den allermeisten Decapoden in anderer und noch wirksamerer Weise hergestellt. Hier ist der zentrale Teil des Nephridialganges ein Sack, dessen Wand durch vielfache Wucherungen und Duplikaturen gefältelt ist, so daß er außen gelappt erscheint und innen durch die einspringenden Wandfalten und durch sie verbindende Querbalken in eine Menge von Kammern und Gängen abgeteilt wird, die miteinander kommunizieren und überall mit Exkretionsepithel ausgekleidet sind, ein Bau, der diesem Teil des Decapoden-Nephridiums den Namen Labyrinth verschafft hat. Diese Auffassung des Labyrinthes, das ja auch durch Verschmelzung der Schleifen eines Schlauchknäuels entstanden sein könnte, wird durch die Ontogenese der Antennenniere von Astacus (Hummer) bestätigt. Das peripherische, zwischen Labyrinth und Harnleiter liegende Stück des Nephridialganges der Decapoden ist zu einer Harnblase erweitert, die einen außerordentlichen Umfang erreichen und gelappt und verästelt sein kann. Diese Harnblase hat ohne Zweifel die Funktion, das Exkret vor der Entleerung anzusammeln; indessen ist ihr Epithel auch an der Exkretion beteiligt. — Eine Harnblase von geringerer Ausdehnung hat auch die Antennenniere der Ostracoden und Schizopoden und die Maxillenniere von Asellus, und zuweilen (Cirripedia thoracica, Siriella) scheint der ganze Nephridialgang in eine Harnblase umgewandelt zu sein.

Der Cölomsack liegt, obwohl er der zentralste Teil der Nieren ist, gewöhnlich nicht weit von der Ausgangsöffnung und meistens

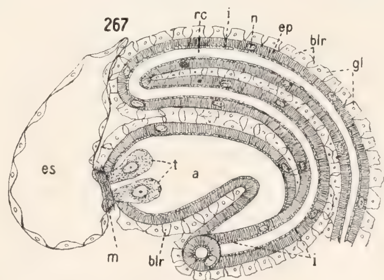


Fig. 267. Cölomsack und Anfangsteil des Nephridialganges der Antennenniere von **Gammarus** (nach VEJDOVSKÝ). *a* ampullenförmige Erweiterung des Anfangsteiles, *blr* Blutlakunen, *ep* Epithel des Nephridialganges, *es* Cölomsack, *gl* Drüsen, *i* alveoläre Intima, *m* muskulöses Ringband, *n* Epithelkerne, *rc* Lumen des Nephridialganges, *t* 2 Zellen des Trichterventils.

ventral vom Nephridialgang. Gewöhnlich ist er eine kuglige oder längliche, selten (Cirripedia pedunculata) in Zipfel ausgewachsene Blase; nur bei den meisten Decapoden ist er gelappt oder verästelt und innen gekammert. Er ist ringsum geschlossen bis auf die Verbindung mit dem Nephridialgang. Am Rande dieser Verbindungsstelle sind einige (3, 5, selten mehr) Epithelzellen des Cölomsackes

vergrößert und bilden, indem sie in das Lumen des Nephridialganges hineinragen, einen Trichter, so daß sie unter einem vom Inhalt des Ganges ausgeübten Druck sich zusammenlegen und den Zugang in den Cölomsack verschließen. Dies Trichterventil wird in seiner Funktion öfters durch ein Band unterstützt, das das Ventil außen in Form eines Ringes umgibt und kontraktile Fasern enthalten kann. Zuerst an der Antenneniere von Süßwasser-Gammaridae entdeckt, wurde es auch an der Maxillenniere von Cirripedia thoracica, marinen Copepoden, Isopoden und, wie es scheint, auch an der Antennenniere von Decapoden gefunden und dürfte wohl noch allgemeiner vorkommen, wenn es auch an der Maxillenniere von Phyllopoden und Süßwasser-Copepoden vergeblich gesucht wurde.

Bei Copepoden, Amphipoden und manchen Decapoden wurde festgestellt, daß die Nieren der Süßwasserarten größer sind, besonders längere Nephridialgänge haben, als die der verwandten marinen Arten (den marinen Ostracoden scheinen die bei den Cyprididae gut ausgebildeten Nieren sogar ganz zu fehlen). Doch ließ sich dieser Unterschied nicht durchgehend nachweisen.

Die Nieren werden von Blut umspült, das zwischen den Suspensorien und Bindegewebsmaschen, die die Organe am Integument aufhängen und ihre Schleifen und Divertikel miteinander verbinden, reichlich zirkuliert.

Das exkretorische Epithel des Cölomsackes und Nephridialganges ist ein außen von einer zarten Tunica propria bekleidetes Syncytium. Im Cölomsack ist es meistens ziemlich flach und erhebt sich nur über den Zellkernen in Form von Kuppen; doch liegen die Kerne zuweilen dicht, und dann ist das Epithel dicker und bildet Keulen und Zotten, die ins Lumen des Sackes hineinragen. Das Epithel des Nephridialganges ist von dem des Cölomsackes verschieden; sein Plasma ist durch Körnchenstränge ausgezeichnet, die (bei Entomostraca nicht immer erkennbar) es in radiärer Richtung, also senkrecht zur Längsachse des Lumens, durchziehen; die Kerne liegen meist weitläufiger als im Cölomsack; das Epithel wird von einer nicht selten dicken Intima (Stäbchenschicht) bedeckt. Bei manchen Entomostraca besteht der Nephridialgang, zuweilen auch der Cölomsack, aus wenigen (1—3) Zellen: dann liegt das Lumen intracellulär.

In zwei Fällen ist eine Anhangsdrüse der Antennenniere beschrieben worden, die in den Harnleiter oder Endteil des Nephridialganges mündet: bei Caprellidae bildet sie einen geknäuelten Schlauch, und bei Palinurus ist sie lappig und liegt der Ventralfläche des Labyrinthes an.

Die Zugehörigkeit der beiden Nierenpaare zu zwei überall homologen Metameren läßt schließen, daß sie segmentale Organe sind; ihr Vorkommen bei sämtlichen Gruppen der Crustaceen weist darauf hin, daß sie schon ein Besitz der Protostraca waren; ihre Aehnlichkeit endlich in Form und Struktur mit den Nephridialorganen der Annulaten, sowie die Eigentümlichkeit, daß während der Ontogenese das eine Paar nur provisorisch auftreten und durch das andere definitive ersetzt werden kann, berechtigt dazu, sie auf die Annulaten-Nephridien zurückzuführen und als den Rest anzusehen, der den Crustaceen von den vielen Paaren der Annulaten übrig blieb. Ob bei den Crustaceen noch Nephridialorgane anderer Metamere mit veränderter Funktion vorkommen, und ob insbesondere die Ausführgänge der

Genitalorgane aus Schleifenkanälen abzuleiten sind, ist wohl noch nicht zu entscheiden. Die beiden exkretorischen Teile der Nieren, Nephridialgang und Cölomsack, schon in der Struktur ihres Epithels verschieden, scheinen aus verschiedenen Keimblättern hervorzugehen. Denn obwohl früher beide Teile aus dem Mesoderm (Moina, Daphnia, Penilia, Crangon), oder beide aus dem Ektoderm (Potamobius, Atyephyra, Leptodora) hergeleitet wurden, ergaben neuere Beobachtungen an Astacus (Hummer), Gebia, Paguristes, daß nur der Cölomsack mesodermal sei, der Nephridialgang aber als Einwucherung des Ektoderms ihm entgegenwachse. Gleichwohl bleibt, da die Beteiligung der beiden Keimblätter an der Herstellung der Annulatennieren auch noch strittig ist, einstweilen fraglich, ob der Nephridialgang der Crustaceen dem der Annulata, und der Cölomsack der Crustaceen, oder wenigstens das Trichterventil, dem Nephrostom der Annulata homolog sei. Jedenfalls aber erscheint es als unzulässig, den Cölomsack als ein erweitertes Stück des Nephridialganges aufzufassen.

Von den übrigen, im Anfang dieses Kapitels aufgeführten Organen der Exkretion und Phagocytose haben wir das Mitteldarmepithel S. 91 und die Lymphocyten S. 141 behandelt.

Wie für jene Organe, wurden die genannten Funktionen nun auch für viele Bindegewebezellen experimentell, d. h. durch Fütterung und Injektion von Farbstoffen festgestellt. Als allgemein bei Crustaceen verbreitet und rein exkretorisch erwiesen sich die Nephrocyten, d. h. Bindegewebezellen, die einzeln oder zu kompakten Gruppen vereinigt vorzugsweise in den Kiemen oder cordipetalen Blutbahnen liegen (Kiemendrüsen, Beindrüsen). Sie zeigen nicht selten eine auffällig segmentale Verteilung, was zu der Vermutung geführt hat, daß man es mit Ueberbleibseln segmentaler Nephridialorgane zu tun habe. — Andere exkretorische Zellen, die zugleich phagocytär sind, die Nephrophagocyten, finden sich meistens an den peripherischen Bindegewebezügen bei den Malacostraca, sind aber auch im ganzen Körper verstreut (Leptostraca) oder liegen ausschließlich der Innen- und Außenwand des Herzens und den Mesenterialfäden an, die ihm als Suspensorien dienen. — Rein phagocytäre Funktion haben die Zellreihen, aus denen die sogenannten phagocytären Organe der Decapoda und Amphipoda bestehen; sie folgen den Endzweigen der die vorderen Darmcoeca irrigierenden Arterien und erhalten dadurch selbst eine baumartig verzweigte Gestalt.

Außer den bisher behandelten drüsigen Organen und den in engerer Verbindung mit den Organen der Verdauung (S. 89, 92) und Brutpflege (S. 168) stehenden Drüsen haben die Crustaceen noch eine Menge anderer Drüsen, über die wir nur eine unvollständige Uebersicht geben können.

Die meisten davon sind, wie auch die Speichel- und Schleimdrüsen vieler Krebse und die Eikittdrüsen der Decapoda und Stomatopoda, Hautdrüsen, d. h. in Drüsen umgewandelte Hypodermiszellen, die, besonders bei zarthäutigen Arten, einzeln oder in Gruppen, mit besonderen oder gemeinsamen, gewöhnlich kurzen, zuweilen auch sehr langen Ausführgängen versehen (auch wohl ohne solche), meist an ihrem Entstehungsort in der Hypodermis des Körperstammes und der Gliedmaßen, aber auch davon abgerückt in der Tiefe liegen. Diese Hautdrüsen sind oft über den ganzen Leib junger und adulter

Tiere in großer Zahl verbreitet, so daß die Cuticula des Integuments von ihren Mündungen siebartig durchlöchert sein kann; in anderen Fällen sind sie spärlicher oder in einzelne Körperteile zusammengedrängt. Auf ihre Verteilung kann hier ebensowenig eingegangen werden wie auf ihre Struktur. An den Hautdrüsen von Corycäiden wurde zuerst ihre Verbindung mit Nerven nachgewiesen. Die Funktion der Hautdrüsen ist zweifellos sehr oft eine exkretorische; aber häufig besitzen ihre Ausscheidungen Eigenschaften von biologischer Wichtigkeit.

Einige Drüsen scheinen eine kurze Erwähnung zu verdienen. Die Ostracoden gebrauchen das Sekret der (besonders bei den Myodocopa reichlichen) Schalen-Hautdrüsen, um Schlamm zu verkleben oder auf der Schalenfläche eine klebrige Schicht zum Fang von Beutetieren auszubreiten; Süßwasser-Copepoden (Canthocamptus) stellen mit dem Sekret von Hautdrüsen eine Schlammcyste her, in der sie Sommerschlaf halten; viele Gammaroidea, wie auch manche Anisopoden, bereiten sich Wohnröhren mit Hilfe von Hautdrüsen, die in Haufen in den mittleren Gliedern ihrer mittleren Thoracopodien und verstreut an anderen Körperstellen liegen; die Cytheridae spinnen Fäden aus einer Drüse in den Antennen, und die jungen Potamobius sondern aus (später schwindenden) Hautdrüsen des Telsons einen Faden zur Befestigung an das Muttertier ab; das Sekret der Drüsen in der Greifhand von Phronima hilft das Baumaterial der Wohntonne erweichen, und die Drüsen der Greifhand der Caprellen sondern Gift ab; auch die Stirnhorndrüsen der Cirripedien-Nauplien (Fig. 298 *g*) scheinen Giftdrüsen zu sein. In irgendeinem Zusammenhang mit der Genitalfunktion steht ein großer Komplex zweizelliger Hautdrüsen in der Ventralwand des Hinterleibes des weiblichen Argulus.

Auch die Cementdrüsen der Cirripedien sind Konglomerate von Hautdrüsen. Sie bilden ein Paar von traubenförmigen Drüsen, die schon im Cyprisstadium vorhanden sind (Fig. 301 *cd*); die einzelnen Drüsenkanäle vereinigen sich schließlich zu 2 langen Ausführgängen, die an der Basis der verkümmerten Antennulen münden. Alcippe hat ebenfalls Cementzellen, die aber nicht zu kompakten Drüsen vereinigt sind. Die Cementdrüsen der Pedunculata entwickeln sich direkt aus denen des Cypris-Stadiums (an dessen 3. Antennulengliede sie münden) und liegen im Stiel (Fig. 42 B *gc*), nur zuweilen in die Mantelduplikatur hineinragend; bei den Operculata verkümmern die Drüsen der Cypris bis auf die Ausführgänge, aus denen von neuem Drüsen mit fiederständigen Zweigen in der Basis des Gehäuses proliferieren.

Sehr viele Cladoceren haben in der Dorsalwand des Kopfes in verschiedener Höhe zu einem scheibenförmigen Organ gruppierte Drüsen, mit deren klebrigem Sekret sie sich an Gegenstände anheften; meist ist von solchen Haftscheiben nur eine mediane vorhanden, selten (Pleuroxus) 2 mediane, oder (Sida) eine vordere mediane und ein Paar dahinter. Während diese Haftscheiben den Cladoceren eigentümlich zu sein scheinen, und sich bei ihnen wie andere definitive Organe im Embryo anlegen und dann weiter entwickeln, gibt es nicht bloß bei Cladoceren, sondern auch bei vielen anderen Crustaceen ein anderes Organ von meist drüsiger Struktur, ebenfalls in der Dorsalwand des Kopfes, das aber nur transitorisch (bei Embryonen, seltener Larven) auftritt und sich meistens schon früh zurückbildet; das ist die Nackendrüse (Nackenorgan, Nackenschild, Dorsalorgan, vgl. Nusbaum & Schreiber

1898). Daß dies transitorische Organ den Haftscheiben der Cladoceren nicht homolog ist, ergab die Beobachtung an Sida, deren embryonale Nackendrüse sich zu einem zwischen der vorderen und den hinteren Haftscheiben gelegenen Hautwulst rückbildet. Wir finden die Nackendrüse bei Larven von Phyllopoden (Reste scheinen bei adulten Apus und Limnetis zu persistieren) als eine mediane Scheibe etwa in der Höhe zwischen Antennen und Mandibeln, und in der gleichen Lage bei Embryonen von Cladoceren; ferner tritt das Organ zur Zeit der Bildung der Keimscheibe bei Arthrostraken, Sympoden, vielleicht auch einigen Decapoden, als kuglige oder platte Wucherung des dorsalen Blastoderms auf; bei Leptostraken scheint es eine unpaarige Leiste zu bilden. Außer diesem stets unpaarigen Dorsalorgan haben die Schizopoden noch ein (oder 2) Paar Dorsolateralorgane, die sich durch dorsade Wanderung dem unpaarigen Organ nähern, ohne es zu erreichen; auch manche Isopoden haben Dorsolateralorgane, zu denen auch das für ein Schildrudiment gehaltene dreilappige Organ des Asellus-Embryo gehört. Bei Gammaroidea entsteht das Dorsalorgan lateral und rückt dann dorsad; es ist vielleicht ein durch Ausfall des gegenseitigen unpaarig gewordenes Dorsolateralorgan. Als Nackendrüse aufgefaßt wird auch eine querovale Stelle am Metamer der 1. Maxille der Metanauplien von Cyclops, ein Gebilde über dem Auge von Ergasilus, eine dorsale Drüsenscheibe in der Maxillargegend von jungen und adulten Euphausien etc.

Segmental angeordnete Hautdrüsen unbekannter Funktion wurden bei Phyllopoden beschrieben. An der Lateroventralseite der Ganglien aller beintragenden Segmente von Branchipus liegt je eine Gruppe von 4 Zellen („Bauchdrüsen“): 2 große „Nebenzellen“, an deren Ventralseite eine kleinere „Drüsenzelle“ mit Konkrementen, und eine vierte Zelle, die in einen aus der Drüsenzelle ausführenden, nahe der Sternitmediane ausmündenden Gang umgewandelt ist; so auch bei Polyartemia; bei Artemia fehlen die Bauchdrüsen. Eine ähnliche Zellgruppe („Beindrüse“) liegt im Protopodit jedes Beines von Branchipus und Polyartemia; bei Artemia fehlen darin die Nebenzellen; Mündung am proximalen Endit. Der Mangel der Bein- und Bauchdrüsen in den beinlosen Segmenten wird als Rückbildung angesehen.

Erwähnt seien auch die 60—80 flaschenförmigen Hautdrüsen in jedem Furcalzweig von Nebalia (die fettartige Exkretionsstoffe absondern sollen), die einseitige, von einer pigmentierten Chitinkapsel bedeckte Drüse am Thorax von Pleuromamma, die Zwillingsdrüsen im Carpus und Propus des Scheren- und Grabbeines von Apseudes, und das „Zenkersche Organ“ im Pleon von Asellus und anderer Isopoden (neben Nephrocyten und vielen exkretorischen Hautdrüsen), das aus kugligen Drüsenzellen mit Harnkonkrementen und ohne Ausführgänge besteht; es wird auf modifizierte Hautdrüsen zurückgeführt. — Zweifelhaft ist auch die morphologische Bedeutung folgender Drüsen. Bei den Cirripedia pedunculata (in minder kompakter Form auch bei den abdominalia) liegt unter dem Musc. add. scutorum ein unpaariges drüsiges Säckchen („organe énigmatique“), das sich in eine Blutlakune öffnet: vielleicht das Rudiment eines Larvenorgans. Auch die Nester von Spindelzellen in der Manteldupiikatur der Cirr. abdominalia sind problematisch. Die Süßwasser-Ostracoden haben außer den beiden Nierenpaaren noch eine nicht zu den Exkretionsorganen gehörige „Maxillarfußdrüse“; sie ist 2—3-lappig; ein Lappen reicht ins Protopodit der 2. Maxille, wo die Drüse auch mündet. Ein Paar von syncytialen, Y-förmigen Drüsen münden an der Dorsalseite

des Kopfes von Brachiella, und jederseits 3—4 lange vielzellige Drüsenschläuche in den Vorderdarm; auch die Stirnbanddrüse der jungen Caligidae und Lernaeopodidae ist hier zu nennen.

Da die eine Kategorie von Leuchtorganen zu den Hautdrüsen gehört, und die andere aus ihnen entstanden sein mag, wollen wir die Besprechung dieser Organe hier anschließen.

Leuchtorgane finden sich bei Copepoden, Ostracoden, Schizopoden, Dichelopoden und Decapoden. Die Organe sind entweder Hautdrüsen, deren Sekret aufleuchtet, wenn es ausgespritzt mit Wasser in Kontakt kommt, oder es sind Photosphärien.

Die einfachsten Leuchtdrüsen haben pelagische Copepoden (Metridia, Pleuromamma, Oncaea etc.); sie sind den gewöhnlichen Hautdrüsen ähnlich, liegen einzeln oder als Zwillingsdrüsen in beschränkter Zahl an bestimmten Stellen von Stamm und Gliedmaßen (auch bei Nauplien), oder sie sind diffus verteilt. Die Leuchtdrüsen der Ostracoden (Pyrocypris, Cypridina, wahrscheinlich auch Halocyprididae) liegen im Epistom; das Leuchtsekret sammelt sich in einem Reservoir, das durch die Quermuskeln des Epistoms zusammengedrückt werden kann, und wird durch Oeffnungen ausgespritzt, die auf Zapfen an der Epistomwand liegen. Auch bei Schizopoden kommen derartige Leuchtorgane vor: Gnathophausia hat am Lateralrande der 2. Maxille einen Zapfen, an dessen Ende ein Reservoir ausmündet, in das 2 traubige Drüsen ihr Leuchtsekret ergießen.

Eine ganz andere, kompliziertere Art von Leuchtorganen findet sich bei Dichelopoden und Decapoden; ihre Ontogenese ist unbekannt und ihre Ableitung von Hautdrüsen problematisch. Es sind die sogenannten Photosphärien, kuglige Organe an der Ventralseite jener Krebse, die im Innern leuchten, nicht Leuchtstoff ausstoßen (Fig. 268).

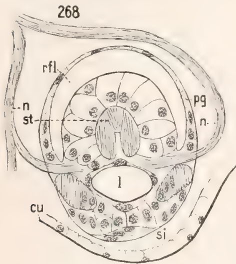


Fig. 268. Schnitt durch ein Leuchtorgan vom Thorax von **Nematoscelis** (nach Chun). *cu* Cuticula des Integumentes, *l* Sammellinse, *n* Nerv, *pg* Pigment, *rfl* Reflektor, *si* Blutsinus, *st* Streifenkörper.

Die meisten Dichelopoden haben je 1 Paar davon im 2. und 7. Thoracomer und je 1 unpaariges Organ zwischen den Pleopodien des 1.—4. Paares, ferner ein einfacher gebautes (schon bei jungen Larven vorhandenes) in jedem Stielauge; bei Stylocheiron fehlen einige und bei der blinden Bentheuphausia alle. Die Hauptbestandteile der Photosphärien sind der zentrale, aus Lamellen zusammengesetzte Streifenkörper, dahinter ein becherförmiger, blättriger, von Pigment bedeckter Reflektor, davor eine Sammellinse und dazwischen die drüsigen Zellen, die diese Gebilde produzieren. Die Organe werden von Blut umspült, durch Muskeln gedreht und vom benachbarten Bauchganglion aus innerviert. Ob der Streifenkörper der Sitz des Leuchtens ist, oder nur als Refraktor oder zur Ausbreitung des Leuchtsekretes der umgebenden Zellen dient, ist strittig.

Sehr ähnliche Leuchtorgane haben unter den Decapoden Arten von Sergestes, Acanthephyra und Hoplophorus. Sie liegen bei

Acanthephyra und Hoplophorus in den Protopoditen der Pleo- und Uropodien und bei Sergestes in großer Zahl (wenigstens 150) an der Ventralseite von Körperstamm und Gliedmaßen und sogar in den Kiemenkammern. Acanthephyra und Hoplophorus haben außerdem noch einfache, vielleicht zu den Leuchtdrüsen gehörige Organe. Nicht beschrieben ist der Bau der Leuchtorgane noch anderer Decapoda natantia (Arten von Heterocarpus, Pandalus, Pasiphaea, Polycheles, Aristeus).

Phyllopoda (Claus 1873, 1886, Grobben 1880, Bruntz 1903, Nowikoff 1905 a). Die Antennenniere bildet sich in den ersten Larvenstadien aus und bleibt eine große Zahl von Stadien hindurch in Funktion, ehe sie sich zurückbildet; bei Artemia bleibt ein Rest (Cölomsack) von ihr noch im adulten Tier in Funktion, obwohl der Ausführgang fehlt. Da die Maxillenniere sich schon in den auf die Naupliusperiode folgenden Stadien entwickelt (Fig. 294, 295; bei Apus ist sie im 4. Larvenstadium und vielleicht schon früher fertig), funktionieren beide Nieren eine Reihe von Stadien hindurch gleichzeitig. — Die Antennenniere der Larven liegt ganz im Coxale; Mündung medial vom Endithaken; der Nephridialgang besteht aus 3 Zellen, mit nur 1 Schleife. — Der Gang der Maxillenniere macht mehrere Windungen (bei Artemia weniger als bei Branchipus), die bei Notostraca und Conchostraca in der Schalenduplikatur liegen; Mündung bei Anostraca an der Medialseite der 2. Maxille, bei Notostraca am Ende ihres lateralen Zapfens (Fig. 121), bei Conchostraca am Ende eines „Nephridialanhanges" am Bauch neben der Maxille; Intima des Ausführganges nicht chitinig. — Nephrocyten ziehen in 2 Paar (einem dorsalen, einem laterodorsalen) unregelmäßigen Längsreihen vom Kopf caudad, die dorsalen bis zu den beinlosen Segmenten.

Cladocera (Weismann 1874, Claus 1875 a, 1876 b, Grobben 1879, Sudler 1899, Warren 1901, Bruntz 1903, Hérouard 1906, Rühe 1909). Ueber das Vorkommen der Antennenniere bei jungen Cladocera sind die Angaben spärlich. Bei den Nauplien von Leptodora wurde sie gefunden, bei Moina im embryonalen und späteren Stadien vermißt; doch kommt sie auch bei adulten Tieren vor, in rudimentärer Form bei Daphnia magna, und in die Schale hineinragend, aber ebenfalls ohne Ausführgang bei Simocephalus. — Der größte Teil der Maxillenniere liegt in der Duplikatur der Schale, von der Maxillengegend dorsad zum Herzen aufsteigend (Fig. 229 *rm*); nur bei Leptodora geht sie caudad und ragt nur mit dem Hinterende in die Schale. Der Nephridialgang macht verschieden viele (bis zu 4) Schleifen, die nur bei Penilia fehlen; hier besteht die ganze Niere aus einem 6—12-zelligen Sack. Die Mündung liegt hinter der 1. Maxille oder (bei jungen und einigen adulten Tieren) am Ende des Rudiments der 2. Maxille; bei Leptodora ist sie rostrad verschoben. — Nephrocyten fehlen.

Ostracoda (Müller 1890, 1894, Claus 1895 b, Daday 1895, Watanabe 1897, Doflein 1907, Bergold 1910). Ob Homologa der beiden Nieren bei marinen Arten vorkommen, scheint zweifelhaft. Dagegen haben die Süßwasser-Cyprididae Antennen- und Maxillennieren von ganz ähnlichem Bau wie die anderen Crustaceen, wenngleich von etwas abweichender Lage. — Die Antennenniere, deren Nephridialgang und Cölomsack in der Schalenduplikatur liegen, hat einen nur schwach gekrümmten, in Divertikel ausgebuchteten Nephridialgang; ein nahe der Ausmündung (schon in der Kopfhöhle) gelegenes Divertikel bildet eine

Art Harnblase; aus dieser führt ein kurzer ektodermaler Harnleiter zur Mündung, die nicht weit von der Antennenbasis, aber noch an der inneren Schalenwand liegt; in die Harnblase mündet auch der Cölomsack, und zwar durch einen engen, ziemlich langen Kanal. — Die Maxillenniere liegt ganz im Körper; an ihrem Cölomsack, der aus wenigen Zellen besteht, inserieren vom Integument kommende Muskelfasern, die seine Entleerung bewirken. Der Nephridialgang macht 3 Biegungen, besteht aus 3 großen und 1–2 kleinen Zellen (mit Radiärstreifung), hat eine Stäbchenintima und mündet zwischen der 1. und 2. Maxille. — Als ein drittes Nephridialorgan wird ein an der Basis der Antennulen der Süßwasser-Cyprididae liegendes Drüsensäckchenpaar gedeutet; indessen konnte an dieser Antennulendrüse ein Nephridialgang nicht gefunden und die Ausmündung nicht sicher nachgewiesen werden. — Auf Nephrocyten wurden die Ostracoda nicht untersucht.

Cirripedia (Köhler 1889, Knipowitsch 1892, Filatowa 1902, Bruntz 1903, Berndt 1903, 1907, Hoffendahl 1904, Gruvel 1905, Smith 1906, Le Roi 1907, Defner 1910). Die Antennenniere ist bei Nauplien nicht nachgewiesen, nur bei denen der Rhizocephala scheinen Spuren davon vorzukommen; gleichwohl wurde bei adulten Balanus eine Antennenniere beschrieben. — Maxillenniere. Thoracica. Sie mündet bei Balanus jederseits an der Hinterwand der 2. Maxille nahe der Basis. Der Nephridialgang ist ein großer Sack lateral vom Hinterschlundganglion und Magendarm; er hat zipfelförmige Divertikel, die nicht mit denen der Gegenseite kommunizieren; sein Epithel ist ein flaches Syncytium mit dicker Stäbchenintima und mit stellenweise radiär gestreiftem Plasma; der Nephridialgang kann durch Rumpfmuskeln zusammengedrückt werden. Der Cölomsack, zwischen ihm und Körperwand gelegen, mündet mit seinem dorsalen Ende in den Nephridialgang; das Trichterventil wird von 3 großen Zellen (modifizierten Zellen des Nephridialganges?) hergestellt; Muskelfasern wurden daran nicht wahrgenommen. Die Niere der Pedunculata ist ganz ähnlich, doch ist der Nephridialgang im Verhältnis zum Cölomsack kleiner; bei Conchoderma bildet dieser verzweigte Divertikel und das Trichterventil hat 5 Schließzellen. Der Nephridialgang wurde bei der jüngsten Cypris nachgewiesen, mündet aber erst viel später nach außen. — Abdominalia. Die Niere stimmt mit der der Thoracica im wesentlichen überein; doch soll nur der Cölomsack exzernieren, der Nephridialgang lediglich Ausführgang sein und eine offne Verbindung zwischen beiden Abschnitten nicht bestehen, so daß das Exkret des Cölomsacks osmotisch in den Nephridialgang gelangt; dieser scheint an 2 Stellen mit dem der Gegenseite zu kommunizieren. — Ascothoracica. Auch bei Laura und Dendrogaster münden an der Basis der 2. Maxille ein Paar Drüsen, die aber in Form und Struktur von der Niere abweichen. — Rhizocephala. Exkretionsorgane fehlen; die Exkrete gehen durch die ganze Wurzelwand osmotisch in das Blut des Wirtes über. — Nephrocyten. Im Kopf von Balanus liegt jederseits ein Haufen dichtgedrängter Zellen. Den Rhizocephala fehlen sie.

Branchiura (Nettovich 1900, Grobben 1908). Die Antennenniere scheint den ausschlüpfenden Larven zu fehlen; dagegen ist die Maxillenniere bei ihnen schon ausgebildet. Ihr Cölomsack liegt ventral vom Nephridialgang und zwischen dessen beiden Schenkeln; im hinteren, aus dem Cölomsack kommenden Schenkel eine dicke Stäbchenintima, die im vorderen verstreicht; Mündung des kurzen Harnleiters an der Medialseite der 2. Maxille.

Copepoda (Haeckel 1864, Grobben 1880, Claus 1877 b, 1881, Bourne 1890, Richard 1892, Mrázek 1895, Giesbrecht 1895, Bruntz 1903, Steuer 1903, Miculicich 1905, Lauterborn & Wolf 1909, Plenk 1911). Die Antennenniere der Nauplien besteht aus wenigen Zellen und mündet neben dem Kieferhaken am Coxale der Antenne; der Nephridialgang ist bei dem marinen Calanus kurz und einzellig, bei Cyclops macht er eine lange Schleife und ist 3-zellig. Adulten Tieren fehlt die Antennenniere (ihre Rückbildung tritt am Ende der Naupliusperiode ein); nur bei Monstrilla soll sie da sein. — Die Maxillenniere ist vom 1. Copepodidstadium an gut ausgebildet; sie wurde bei vielen freien und parasitischen Familien gefunden (auch im Begattungsstadium von Lernaeidae) und nur bei Lernanthropus und Chondracanthus vermißt. Sie liegt im Hinterteil des Kopfes und mündet an der medialen oder hinteren Seite der 2. Maxille. Die freien und parasitischen Arten des Süßwassers (auch die Salinenarten) haben einen langen, mehrfach gewundenen, die marinen Arten einen kürzeren, mehr sackförmigen Nephridialgang. Der Cölomsack liegt meist ventral von diesem, ist aber bei Cyclops und Doropygus mediad, bei Lernaeopodidae laterad oder laterodorsad verlagert. Cölomsack und Nephridialgang bestehen bei freien Arten aus wenigen Zellen, bei den Fischparasiten aus zahlreichen, im Cölomsack kolbigen Zellen. Das Trichterventil fehlt den Süßwasserarten, sonst besteht es öfters aus 3, bei Dichelestium und Basanistes aus vielen Zellen; ein Ringmuskel wurde daran nicht gefunden. — In den vorderen beiden Beinpaaren von Chondracanthus liegen Haufen von Nephrocyten.

Leptostraca (Claus 1888, Bruntz 1903, 1907, Robinson 1906). Beide Nierenpaare sind zwar bei adulten Tieren vorhanden, aber in reduziertem Zustande. Sie bestehen nur aus dem Cölomsack mit kurzem Ausführgang; der der Antennenniere (Fig. 223 *gan*) ist ein im Coxale der Antenne liegender zweischenkliger Schlauch, der der Maxillenniere ein Bläschen am Schalenmuskel; die Mündungen liegen wahrscheinlich im Coxale der Antenne und Protopodit der 2. Maxille. — In den Protopoditen der 8 Thoracopodien liegt je eine Gruppe (Beindrüse) von Nephrocyten mit streifigem Plasma und Uratkonkrementen. — Nephrophagocyten finden sich reichlich im ganzen Körper, besonders angehäuft im letzten Pleonsegment, der Stirn, am Schalenmuskel etc.

Anisopoda (Claus 1887 b). Der Nephridialgang der Maxillenniere von Apseudes macht eine vordere kurze Schleife dorsal vom Cölomsack und eine längere, fast ans Hinterende des Cephalothorax reichende hintere Schleife; sein Epithel ist ungewöhnlich: die Zellen sind bei älteren Tieren gequollen und verstopfen das Lumen; Mündung an der Lateralwand der 2. Maxille. Bei anderen Anisopoden ist die Niere kleiner. Ueber die beiden Zellsäckchen im Kopf siehe unten bei Isopoda.

Isopoda (Dohrn 1867, Rosenstadt 1888, Ide 1892 a, Němec 1895—1896, Vejdovský 1901, Bruntz 1903, 1907, Rogenhofer 1908, Ter-Poghossian 1909). Die Maxillenniere scheint nirgends zu fehlen, hat aber sehr verschiedenen Umfang; sie ist am größten bei Asellus und Anilocra, wo der vielfach gewundene Nephridialgang zu beiden Seiten des Magens bis zur dorsalen Segmentwand aufsteigt, während er bei anderen marinen und terrestren Arten nicht die halbe Segmenthöhe erreicht und weniger Windungen macht; am kürzesten ist er in der kleinen

Niere der Bopyridae. Das 4-zellige Trichterventil wird von einem elastischen Bande (fehlt den Oniscoidea) ohne Muskelfasern umfaßt. Mündung an der Basis der 2. Maxille. Der Harnleiter erweitert sich bei Asellus zu einer Harnblase. — Ueberall liegt in der Stirn jederseits ein Nephrocytenhaufen ohne Ausführgang, der bei Asellus und besonders bei den Oniscoidea klein ist. Gegen seine Deutung als Rudiment der Antennenniere spricht. daß er bei Brutraumjungen mit dieser nicht mehr Aehnlichkeit hat als bei adulten Tieren und daß er sich bei Amphipoda neben der Antennenniere vorfindet. Außerdem liegen bei allen Arten große Nephrocytenhaufen, zu abgeschlossenen Organen vereinigt, meistens zu 5 Paaren (bei Sphaeroma 3, Asellus 1) an den Grenzen zwischen dem letzten Thoraxsegment und den vorderen 5 Pleonsegmenten; sie umkleiden die Branchiopericardkanäle; bei Bopyrus werden sie durch jederseits ein Längsband von Nephrocyten verbunden. — Bei Asellus sind Nephrophagocyten an der Peripherie des Fettkörpers überall verbreitet, im ganzen an Zahl caudad zunehmend.

Amphipoda (Claus 1879, Mayer 1879, 1882, Grobben 1880, Nebeski 1880, Bonnier 1891, Ide 1892a, Della Valle 1893, Vejdovský 1901, Bruntz 1903, 1907). Die Antennenniere (Fig. 267) liegt zum Teil im Coxale der Antenne, zum Teil im Kopf; sie mündet am Ende eines sehr verschieden langen Zapfens an der Medialwand des Coxale, oder wenn dies mit dem Kopf verschmilzt (Hyperioidea) an der Kopfwand. Die Länge des Nephridialganges und die Zahl seiner Windungen ist bei Süßwasserarten (Gammarus pulex, Niphargus, Goplana) viel größer als bei marinen Arten, unter denen sie bei G. locusta am größten ist. Die Niere wurde bei keinem Amphipoden vermißt; ihr Nephridialgang scheint bei Orchestiidae und Corophiidae am schwächsten ausgebildet. Der Gang ist bei den Süßwasser-Gammaridae an dem an den Cölomsack stoßenden Ende zu einer Ampulle erweitert und gegen diesen durch ein 3-zelliges Trichterventil verschließbar, dessen Ringband glatte Muskelfasern zu enthalten scheint; ferner ist die Intima des Gangepithels alveolär, und außen auf dem Schlauche sitzen große Drüsenzellen, zwischen denen das Blut zirkuliert; das Exkret des Ganges scheint nicht sowohl aus dem Epithel als aus diesen Drüsenzellen zu stammen und zur Verdünnung des Sackexkretes zu dienen. — Von Nephrocyten liegen bei Gammarus und Talitrus jederseits am Grunde der Antennulen ein geschlossener Haufen und einzelne Zellen gegen die Niere und das Epistom hin; ferner finden sich 11 Paar große Haufen (Coxaldrüsen) im 2.—8. Thorax- und 1.—4. Pleonsegment in der Nähe der Beingelenke; sie ragen im Thorax in die Beine und Segmente hinein und reichen im Pleon ans Pericardseptum; sie liegen an den Wänden der Lakunen, die das Blut zum Herzen leiten. — Nephrophagocyten finden sich an der Außen- und Innenfläche des Herzens und an seinen Suspensorien in verschiedener Verteilung und Dichtigkeit. — Protella hat im Kopf 3 Paar Nephrocytenhaufen, und im 3.—8. Thoracomer lockere Haufen, die der Bauchkette anliegen; ihre Nephrophagocyten verbreiten sich in der Dorsalregion des Thorax.

Anomostraca (Smith 1909). Antennenniere fehlt. Oeffnung der Maxillenniere am Lateralrand der 2. Maxille.

Sympoda (Claus 1887b). Die Maxillenniere von Diastylis ist der von Apseudes ähnlich, doch mit kurzer hinterer Schleife; sonst scheint nichts bekannt.

Schizopoda (Grobben 1880, Bruntz 1903, 1907, Illig 1905). Der Cölomsack der Antennenniere von Mysis (Fig. 266) liegt im Coxale; die zahlreichen Schlingen des Nephridialganges steigen neben dem Magen dorsad auf; in das Coxale zurückgekehrt erweitert sich der Gang zur Harnblase und mündet mit kurzem Harnleiter auf einem Zäpfchen des Gliedes. Bei Siriella ist der ganze Gang sackförmig. — Nephrocytenhaufen (Kiemendrüsen) liegen in fast epithelartiger Anordnung zu 8 Paaren an den Wänden der cordipetalen Blutlakunen. — Nephrophagocyten finden sich besonders im Cephalothorax und in den hintersten Segmenten und Pleopodien.

Dichelopoda (Sars 1885, Chun 1895—96, Giesbrecht 1896, Trojan 1907, Doflein 1907). Die Antennenniere von Stylocheiron ist ein zweischenkliges Säckchen, dessen vorderer Schenkel in einen Strang exkretorischer Zellen übergeht und dessen hinterer, weiterer Schenkel an der Hinterfläche des Coxale (wie auch bei Euphausia) mündet.

Decapoda (Grobben 1880, 1887, 1891, Weldon 1889, 1891, Lebedinski 1890, Marchal 1892, Allen 1892, 1893, Cuénot 1893, 1905, Butschinsky 1894, Herrick 1895, Rosenstadt 1896a, Waite 1899, Coutière 1899, Hansen 1903c, Thompson 1903a, b, Bruntz 1907, Pearson 1908, Issel 1910, Kemp 1910). Antennenniere überall gut ausgebildet und oft sehr groß (Fig. 228 *ra*). Die schärfere Zweiteilung des Nephridialganges der meisten Decapoden läßt 4 Abschnitte der Niere unterscheiden: Cölomsack, Labyrinth, Harnblase, Harnleiter. Der Cölomsack, mit der Ventralseite dem Labyrinth, mit der Dorsalseite der Harnblase anliegend, ist durch Wucherungen seiner Wände gekammert und gewöhnlich in verzweigte Aeste ausgewachsen, die sich zum Teil zwischen die Wandfalten des Labyrinthes schieben. Sein Lumen steht aber auch bei den Decapoden nur an einer Stelle mit dem des Labyrinthes in Verbindung, und auch hier scheint ein Trichterventil vorhanden. Der als Labyrinth bezeichnete proximale Teil des Nephridialganges ist ein vielkammriger Sack, dessen Wand gegen den Cölomsack zu gefältelt und verästelt sein kann. Eine ungewöhnliche, vielleicht aus dem Aufenthalt im Süßwasser zu erklärende Form hat das Labyrinth von Potamobius: der vom (braunen) Cölomsack abgehende Teil ist eine flache, innen gekammerte Scheibe und bedeckt wie eine Rinde die Ventralfläche der Niere; diese (grüne) Rindensubstanz geht in einen geschlängelten, zunächst durchsichtigen, dann weißlichen Schlauch von spongiösem Bau (Medullarsubstanz) über, der sich in die Blase öffnet. Bei Crangon und Nica fehlt das Labyrinth durchaus. Die Harnblase der Astacidae und Loricata ist ein einfacher Sack, der durch den Harnleiter auf einer Papille des Coxale der Antenne ausmündet. Bei den Thalassinidae ist die Blase sehr verschieden ausgebildet und kann sogar fehlen. Bei den übrigen Decapoden ist sie umfangreich und in Divertikel ausgestülpt, die in Kopf, Thorax und sogar bis ans Ende des Pleon (bei den Paguridae vom Glaucothoestadium an) reichen und gelappt und verästelt sein können. Das ist in besonders hohem Grade der Fall bei Eucyphidea, Brachyura und Paguridae, wo die Aeste zuweilen anastomosieren und sich zwischen die Organe schieben. Bei manchen Paguridae verschmelzen die ins Pleon reichenden Divertikel mit denen der Gegenseite und bilden unpaarige Lappen; gleiches gilt für die Divertikel im Kopf mancher Eucyphidea, die, paarig angelegt, später zur „Vessie sus-stomacale" oder „Nephroperitonealsack" verschmelzen. Die Mündung des Harnleiters liegt bei Brachyura unter einem beweglichen Deckel, der aus dem Coxale der Antenne entstanden ist. —

Der Cölomsack ist von hohen, dicht gedrängten Zellen ausgekleidet, die zottenartig ins Lumen hineinragen; bei Brachyura können die Kerne in mehr als einer Schicht liegen. Die Blase von Astacus (Hummer) ist von einer Schicht von Muskelzellen umkleidet: zwischen dieser und der Tunica propria verbreiten sich Blutgefäße.

Die Antennenniere von Lucifer stimmt mehr mit der anderer Malacostraca als mit der der übrigen Decapoden überein, insofern als der Nephridialgang aus einem mehrfach gebogenen Schlauch besteht, der innen mit Epithel (von sehr eigentümlicher Plasmastruktur) bekleidet ist und weder eine labyrinth- noch eine blasenartige Partie aufweist; die durch die Kompression des Körpers bedingte Asymmetrie der beiden Nephridien und ihre Verbindung durch einen medianen Gang tritt erst nach der Acanthosoma-Periode auf.

Zur Ontogenese. Bei Astacus (Hummer), Gebia und Paguristes wächst das Labyrinth als ektodermale Einwucherung der Antennenbasis an die mesodermale Anlage des Cölomsackes heran; die Lumina beider Teile verbinden sich (bei Astacus) erst in 300 Tage alten Embryonen; die Funktion der Drüse beginnt nach dem Ausschlüpfen; im 3. Larvenstadium fangen die Wände des Labyrinthsackes an sich zu fälteln, und im 4. Stadium die Blase sich am Vorderteil dieses Sackes auszustülpen. Bei den Larven von Palaemonetes erhält die Drüse ihr Lumen erst einige Zeit nach dem Ausschlüpfen; während der späteren Entwickelung der Blase läßt sich die Entstehung der medianen Divertikel durch Verschmelzung paariger Anlagen verfolgen.

Maxillenniere. Bei adulten Decapoden scheint keine Spur von ihr übrig zu bleiben. In Larven von Naushonia und in Mysisstadien von Callianassa wurde sie gefunden und von anderen Larven beschrieben. Bei denen von Palaemon und Palaemonetes funktioniert sie vom Ausschlüpfen an (also früher als die Antennenniere) und wohl schon vorher; sie zeigt Cölomsack, gewundenen Nephridialgang und Ausführgang in typischer Form und Lage und ist auch mit Trichterventil versehen. Aehnlich verhält sich die Maxillenniere der Acanthosomen von Lucifer und der Zoeen von Eupagurus und Paguristes. Vermutlich ist die in Beziehung zum 1. Thoracopod gebrachte Drüse der Embryonen von Eriphia ebenfalls die Maxillenniere.

Nephrocyten liegen als Kiemendrüsen (Kiemennieren) bei allen Arten in den Kiemen, bei Macrura in den ausführenden, bei Brachyura in den zuführenden Blutkanälen, und erstrecken sich von da in die Branchiopericardkanäle. Nephrophagocyten (cellules protéiques) bei Palaemon sp. am und im Herzen, bei anderen Decapoden verstreut. Die phagocytären Organe folgen bei den Paguridae nicht den caudad verlagerten Darmcoeca.

Stomatopoda (Claus 1876a, Kowalevsky 1889, Calman 1904, Bruntz 1903, 1907). Die Antennenniere fehlt auch den Larven, während die Maxillenniere schon bei jungen Antizoeen vorhanden ist. Die Maxillenniere, die bei adulten Squilla ähnlich wie die Antennenniere von Potamobius gebaut sein soll, ist groß; sie mündet an der Hinterfläche der 2. Maxille. Die exkretorische Funktion der „Analdrüse“ der Larven ist nicht nachgewiesen. — Nephrocyten tapezieren die Wände der Branchiopericardkanäle im 1.—5. Pleonsegment von der Basis der Kiemen an bis zum Eintritt ins Pericard und verbreiten sich auch über das Pericardseptum und die dorsale Decke des Sinus. Nephrophagocyten finden sich überall im Körperstamm und in den Pleopodien.

IX. Bindegewebe.

Zelliges Bindegewebe findet sich im ganzen Körper der Krebse. Bindegewebige Platten, Membranen etc. liegen dicht unter der Hypodermis, umhüllen als Tunica propria den Darm, die Geschlechtsorgane, als Neurilemm das Nervensystem. Bindegewebige Stränge, Fasern, Mesenterien verbinden von Stelle zu Stelle innere Organe miteinander und mit dem Integument. Die Arterien bestehen aus Bindegewebe und die Räume des lakunären Blutgefäßsystems, der Leibeshöhle werden, freilich nicht kontinuierlich, durch bindegewebige Septen gegeneinander abgegrenzt. Das Bindegewebe ist nicht ausschließlich mesodermaler Herkunft, sondern wird zum Teil von allen Epithelien geliefert, ohne daß die Scheidung zwischen mesodermaler und nichtmesodermaler Bindesubstanz im einzelnen durchführbar wäre. Als Produkt der Hypodermis des Integuments werden im besonderen die sogenannten Konnektivfasern angesehen, die in platten Körperteilen (Schild, Epimeren, Ruder- und Atemplatten, Kiemenblättchen etc.) die beiden parallelen Wände verbinden. (Grobben 1911.)

Die Zellen des Bindegewebes haben die Fähigkeit, in sich Fetttropfen, auch Proteinkörner, abzulagern. Geschieht das in Haufen oder Strängen benachbarter Zellen, so entstehen Fettkörper, wie vorzugsweise in der Umgebung des Darms und seiner Coeca. Die Fettkörper spielen offenbar beim Stoffwechsel eine bald größere, bald geringere Rolle, und zwar die der Aufspeicherung von Reservenahrung. Larven häufen bis zu ihren Häutungen Fett an, das sie für den Prozeß der Umwandlung in das je folgende Stadium verbrauchen, und manche Krebse zehren von den Reserven der Fettzellen während der Fastenzeit der Begattung oder der Brutpflege. — Auch Uratkonkremente wurden in den Fettkörperzellen gefunden.

Pigment kommt gelegentlich in der Hypodermis, im Chitin und in Darmzellen vor; spezifische Pigmentzellen aber sind die sogenannten Chromatophoren, d. h. Bindegewebezellen (zum Teil pluricelluläre, oder doch plurinukleäre Gebilde), die von (oft mehrfarbigen) Pigmentkörnchen erfüllt sind und nicht selten ihre Gestalt unter dem Einfluß des Lichtes ändern können; ihre Form wechselt dabei zwischen der einer Kugel und eines Sterns mit fein verzweigten Strahlen. Jedoch handelt es sich hierbei nicht um eine amöboide Plasmabewegung, sondern um Strömungen der Pigmentkörnchen in der starren Zelle (Keeble & Gamble 1904 a, b, 1905, Franz 1910).

X. Genitalorgane (Fortpflanzung).

1. Primäre Genitalorgane.

Die Crustaceen sind mit wenigen Ausnahmen (s. unten S. 175) getrennten Geschlechts. Die primären Sexualorgane sind bei ♀ und ♂ nach demselben Typus gebaut und haben fast immer die gleiche relative Lage zu den übrigen Organen; sie kommen überall nur in einem Paare vor, dessen laterale Hälften meistens symmetrisch zu beiden Seiten der Mediane liegen, aber nicht selten durch unpaarige Stücke verbunden sind oder gemeinsame unpaarige Ausgänge haben.

Wir unterscheiden an den primären Sexualorganen beider Geschlechter drei einander entsprechende Abschnitte: 1) der Abschnitt, in dem die Geschlechtsprodukte, Eier und Spermien, entstehen, sich

vermehren, wachsen und zur definitiven Form ausbilden; er wird als keimbereitendes Organ (früher als Keimdrüse), beim ♀ als Ovar (Eierstock), beim ♂ als Testis (Hoden) bezeichnet; 2) der mesodermale Abschnitt, der die reifen Geschlechtsprodukte weiter befördert und der öfters mit Drüsen zur Bereitung von Hüllen oder Kitt ausgestattet ist, bei den ♀ Ovidukt (Eileiter), bei den ♂ Vas deferens (Spermadukt, Samenleiter) genannt; 3) der ektodermale Endabschnitt, beim ♀ Vagina (Vulva), beim ♂ Ductus ejaculatorius geheißen; mit der Vagina steht öfters eine ebenfalls ektodermale Tasche (Receptaculum seminis) in Verbindung, und der Ductus ejaculatorius mündet zuweilen auf einer Papille oder einem zylindrischen und dann Penis genannten Anhang.

Ovare und Testes liegen dorsal oder laterodorsal vom Darm und seinen Coeca und ventral vom Rückengefäß und Pericardsinus (Fig. 215, 219, 228, 229, 250, 257). Während diese Lage nur selten (manche sedentäre und parasitische Arten, Lucifer) sekundär verändert wird, ist die Verschiebung der Organe in der Längsachse des Körpers häufiger und beträchtlich, so daß sie sich an allen Punkten und in sehr wechselnder Ausdehnung zwischen der vorderen Thoraxregion und dem Analsegment vorfinden können. Sie reichen bei den Phyllopoda conchostraca und notostraca von den vorderen Thoraxsegmenten caudad bis über das 11. Segment verschieden weit hinaus, während sie bei den meisten Ph. anostraca auf die hinteren beinlosen Segmente beschränkt sind. Bei den übrigen Entomostraca liegen sie im Vorderrumpf, gewöhnlich nahe hinter dem Kopf; nur die Testes der Branchiura, einiger Ostracoda und mancher Copepoda parasitica sind in den Hinterrumpf verlegt. Auch bei den Malacostraca ist die gewöhnliche Lage der Organe die im Thorax, über den sie bei Anisopoda, Isopoda, Amphipoda, Sympoda, Schizopoda weder rostrad noch caudad hinausgehen; bei Decapoda brachyura, manchen macrura und bei den ♀ der Dichelopoda sind sie in den Kopf hinein, bei Decapoda macrura ins Pleon verlängert, dessen Hinterende sie bei Leptostraca und Anomostraca erreichen. Auf das Pleon beschränkt finden wir die Organe bei Decapoda anomura und bei den Stomatopoda (Fig. 286, 287), wo nur die Vorderenden der Ovare in den Thorax ragen.

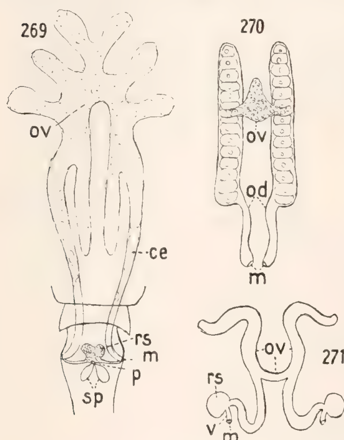


Fig. 269—271. Weibliche Organe von **Cyclops** (269), **Mysis** (270), **Inachus** (271); nach Claus, Sars, Cano. *ce* Kittsubstanz, *m* Oviduktmündungen, *od* Ovidukte, *ov* Ovar, *p* Begattungsporus, *rs* Receptaculum seminis, *sp* Spermatophore, *v* Vagina.

Die keimbereitenden Organe sind Schläuche oder auch enge Rohre (Testes der Anomostraca und Stomatopoda) oder kurze weite Säcke

(Ovare der Sympoda, Schizopoda, Dichelopoda etc.); sie sind einfach und gerade oder gewunden und können Divertikel bilden und sich verästeln; meistens liegen sie ganz im Körperstamm; bei Phyllopoden aber ragen sie öfters in die Blattbeine, bei Ostracoden in die Schalenduplikatur; die Testes der zwittrigen Cirripedia thoracica reichen in die Beine hinein und ihre Ovare sind ganz in den Schalenraum oder Stiel verlagert (Fig. 42 B).

Die Organe sind ursprünglich paarig und sind bei Phyllopoda, Cladocera, Ostracoda, Branchiura ♂, manchen Copepoda, bei Leptostraca, Anisopoda, Isopoda, Amphipoda und einigen Decapoda noch durchaus paarig, ohne jede mediane Verbindung (Fig. 274, 282, 283, 284, 285); in anderen Gruppen zieht von der einen zur anderen Seite eine (selten mehr als eine) Querbrücke (Fig. 271, 273) oder die beiderseitigen Organe sind zum Teil verschmolzen oder (Branchiura ♀, manche Copepoda) bilden sogar ein einziges medianes Organ, dessen Paarigkeit aber ontogenetisch nachweislich ist (Fig. 269, 270, 286—289). Selten zeigen die Organe Asymmetrien, die so weit gehen können, daß sie samt ihren ausführenden Abschnitten auf der einen Seite funktionslos werden (Branchiura ♀) oder vollkommen verkümmern (manche Copepoda ♂).

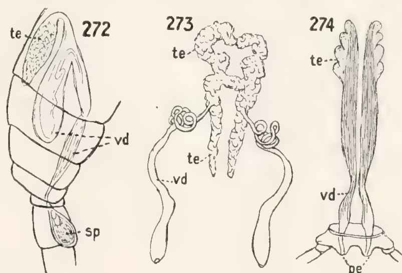


Fig. 272—274. Männliche Organe von **Cyclops** (272), **Palaemon** (273), **Leucon** (274); nach Gruber, Grobben, Sars. *pe* Penis, *sp* Spermatophore in der Tasche, *te* Hoden, *vd* Vas deferens.

Auf Oogenese und Spermiogenese, die Reifung der Genitalprodukte und die Rolle, die das Epithel von Ovar und Testis dabei spielt, soll hier nicht eingegangen werden; nur folgendes sei bemerkt. Der als Ovar oder Testis bezeichnete Abschnitt der Sexualorgane ist nur selten in seiner ganzen Ausdehnung zur Produktion von Keimen befähigt; meist ist die Entstehung der jungen Keimzellen auf bestimmte Stellen beschränkt, auf sogenannte Keimlager, die entweder das eine Ende der Schläuche und ihrer Divertikel und Aeste einnehmen, oder, wie bei Phyllopoda ♀, Leptostraca und den meisten Malacostraca (ausgenommen Schizopoda, Dichelopoda und Stomatopoda), in Form eines wandständigen oder axialen Streifens die Schläuche ihrer ganzen Länge nach durchziehen; da im zweiten Fall Ovare und Testes zuzeiten mit reifen Sexualprodukten der ganzen Länge nach erfüllt sind, funktionieren sie zugleich als Ovidukte oder Vasa deferentia.

Der zweite Abschnitt der Sexualorgane, der mesodermale Teil der Ovidukte und Vasa deferentia ist (abgesehen von den erwähnten seltenen Fällen einseitiger Verkümmerung) fast überall paarig; eine Ausnahme machen nur die unpaarig gewordenen distalen Stücke der Ovidukte und Vasa deferentia einiger Entomostraca und der ganz unpaarige Sexualapparat der ♂ der Cirripedia abdominalia und Lepadidae. Der mesodermale Abschnitt reicht meistens bis nahe

an die äußere Mündung heran, so daß der ektodermale Rest der Organe kurz zu sein pflegt.

Die Ovare setzen sich häufiger mit dem Vorder- als mit dem Hinterende in die Ovidukte fort (Fig. 282); bei den Malacostraca gehen diese gewöhnlich von der lateroventralen Seite der Ovare ab (Fig. 284, 288), und zwar meist in dem Segment, in dem sie nach außen münden. Während die Wand der Ovare nur bei Decapoden muskulös zu sein scheint, enthält die Oviduktwand meistens quergestreifte Fasern; mit besonderen Muskeln sind auch die Legeöffnungen ausgestattet.

Die Ovidukte haben nicht selten (Phyllopoda, Copepoda, Cirripedia, Branchiura, Halocyprididae, Amphipoda) drüsige Wände, die auch Divertikel (Anhangsdrüsen) bilden können (Fig. 282); diese sezernieren einen Kittstoff, der die Eier mit einer Hülle umgibt und sie auch bisweilen, in Ballen vereinigt, an das Muttertier oder andere Gegenstände festklebt. In manchen Fällen aber wird dieser Kitt von anderen Drüsen geliefert, die bei Decapoda brachyura in der Wand der Receptacula seminis, bei anderen Decapoden im Pleon oder den Pleopodien, bei Stomatopoden in den letzten Thoraxsegmenten liegen.

Der ektodermale Endabschnitt der Ovidukte kompliziert sich, so kurz er ist, zuweilen durch die Verbindung mit dem Kopulationsapparat. Bei den Krebsweibchen sind viererlei Geschlechtsöffnungen zu unterscheiden: 1) die Legeöffnung, durch die die Eier aus den Ovidukten austreten, 2) die Begattungsöffnung, durch die das Sperma eingeführt und meistens in eine ektodermale Tasche, das Receptaculum seminis (Spermatheca), aufgenommen wird, 3) die Befruchtungsöffnung, durch die es aus diesem wieder austritt, um an die Eier zu gelangen, und 4) die Geburtsöffnung, durch die die Larven den Brutraum verlassen.

Wenn wir von einigen Krebsgruppen absehen, bei denen der Austritt der Eier aus dem Körper der ♀ auf ganz ungewöhnliche Weise vor sich geht oder nicht erforscht ist (Leptostraca, Anisopoda, Sympoda, manche Isopoda und Cirripedia), so haben alle ♀ Legeöffnungen. Diese sind bei allen Malacostraken ventral, paarig und liegen in den Coxalia des 6. Thoracopods oder medial davon im 6. Thoracomer (Fig. 219, 250). Bei den Entomostraken dagegen gehören sie sehr verschiedenen Metameren an; am weitesten hinten liegen sie bei den Phyllopoden (im 11. Rumpfsegment oder noch weiter hinten), am weitesten vorne bei den Cirripedien (im 1. Thoracomer, Fig. 42 A); bei Cladoceren und manchen Copepoden sind sie auf die dorsale Fläche des Rumpfes gerückt. Das Segment mit den Legeöffnungen verschmilzt bei den Entomostraken öfters mit den folgenden Segmenten zum sogenannten Genitalsegment (Fig. 269).

Dagegen haben nicht alle ♀ besondere Begattungsöffnungen, sei es, daß das Sperma überhaupt nicht in den Körper des ♀ eingeführt wird (Phyllopoda conchostraca, Cirripedia thoracica, Amphipoda, ?Dicheolopoda, die meisten Decapoda macrura und anomura), sei es, daß die Einführung durch die Legeöffnung (Phyllopoda anostraca, ?Schizopoda) oder sogar durch die Geburtsöffnung (Cladocera) geschieht. In anderen Gruppen haben die ♀ zwar Eingangsöffnungen für das Sperma, aber diese liegen nicht außen am Körper, sondern führen aus dem Endteil der Ovidukte in ein als Rec. seminis funktionierendes Divertikel der Oviduktwand (Decapoda brachyura, manche Isopoda). Dagegen finden sich besondere, äußere, in ein Rec. seminis

führende Begattungsöffnungen in größerer oder geringerer Entfernung von den Legeöffnungen bei Ostracoda, Branchiura, Copepoda, Anomostraca, Stomatopoda und einigen Decapoda macrura.

Die Befruchtungsöffnung fällt gewöhnlich mit der Begattungsöffnung zusammen, d. h. das Sperma tritt zum Zweck der Befruchtung durch dieselbe Oeffnung aus dem Rec. seminis aus, durch die es eingeführt wurde; nur einige Copepoda haben besondere Befruchtungsöffnungen, dicht bei oder in den Legeöffnungen (Fig. 269).

Ueber die Geburtsöffnung s. S. 171.

Die Vasa deferentia, die meist vom Vorder- oder Hinterende der Testes, selten laterad abgehen, erweitern sich in ihrem Verlauf öfters zu einer Sammelblase (Vesicula seminalis), in der die fertigen Spermien sich anhäufen, oder haben ein drüsiges Stück, dessen Sekrete einzelne Partien von Spermien mit Hülle, Kleb- und Austreibestoff versehen und dadurch Spermatophoren herstellen (Fig. 272, 283); bei den Decapoda brachyura kann der drüsige Teil der Vasa def. verzweigte Divertikel bilden. Sonst werden Anhangsdrüsen an den Vasa def. nur bei Branchiuren beschrieben, wo man sie als Schleimdrüse (Prostata) deutet, und bei Stomatopoden (Fig. 286), wo eine umfangreiche Drüse unbekannter Funktion selbständig am Ende der Penes mündet. — Muskelfasern, die in der Hodenwand nur bei Decapoden gefunden wurden, fehlen den Vasa deferentia wohl nirgends, pflegen aber am stärksten am Ductus ejaculatorius ausgebildet zu sein, durch dessen Größe und eigentümlichen Bau sich besonders die Cyprididae auszeichnen.

Die Vasa deferentia münden bei Phyllopoden, Branchiuren und Copepoden in dem gleichen Metamer wie die Ovidukte, bei den Cirripedia aber viel weiter hinten. Auch bei den Malacostraca liegt ihre Mündung 2 Metamere hinter der Oviduktmündung, also in den Coxalia des 8. Thoracopods (Fig. 228) oder medial davon im 8. Thoracomer (so auch bei den ♂ der Leptostraca). Die Mündungen sind also ventral und meistens (bei Leptostraca und Malacostraca immer) paarig; zuweilen liegen sie am Ende von Penes, die bei Schizopoda, Sympoda, Decapoda brachyura und Stomatopoda (Fig. 169, 274) Coxalendite des 8. Thoracopods und bei Phyllopoda, Cladocera, Ostracoda (Fig. 257), Cirripedia (Fig. 42 B) aus Rumpfbeinanlagen entstanden sind.

Die meist kugligen, selten ellipsoidischen, gewöhnlich dotterreichen Eier umgeben sich nach der Befruchtung mit einer Dotterhaut und erhalten oft noch eine äußere, von den erwähnten Kittdrüsen sezernierte Hülle. Die Spermien (Retzius 1909—10), die bei Copepoden, einigen Ostracoden (Bairdiidae), Dichelopoden, Anomostraken und den meisten Decapoden in Portionen abgeteilt und in mehr oder minder erhärtete Schleimkapseln, Spermatophoren, eingeschlossen werden, sind meistens unbeweglich; doch ist ihre Beweglichkeit bei Entomostraca (Ostracoda, Branchiura, Cirripedia) festgestellt und auch bei Caprellidae und Dromia beobachtet worden. Sie sind kuglig bei Phyllopoden und Stomatopoden, linsenförmig bei Dichelopoden, ellipsoidisch bei Cladoceren, fadenförmig bei Branchiuren und Cirripedien, fadenförmig, selten kuglig bei Ostracoden, und zeigen bei Copepoden mannigfaltige Formen von Körnern, Scheiben, Spindeln, Fäden. Bei Malacostraken lassen sie gewöhnlich einen kugligen oder wurst- oder stabförmigen Kopf und einen Schwanzfaden unterscheiden, der bisweilen unter spitzem Winkel am Kopfe ansitzt (Isopoda, Amphipoda, Anomostraca,

Sympoda, Schizopoda). Vielgestaltig und durch starre Fortsätze ausgezeichnet sind die Spermien der Decapoden. Bemerkenswert ist die außerordentliche Länge der Spermien der Ostracoden, die das Zehnfache der Länge des ganzen Tieres erreichen kann.

Man leitet die Ovidukte und Vasa deferentia von den Nephridialschläuchen der Annulaten ab, insofern mit einiger Berechtigung, als jedenfalls 2 Nephridienpaare von den Annulaten auf die Protostraken übergegangen sind (s. S. 154) und die Annahme daher plausibel scheint, daß noch andere Annulaten-Nephridien auf die Protostraken vererbt worden seien, deren Schleifenkanäle dann bei den Crustaceen in gleicher Weise als Ausführkanäle der Genitalprodukte verwendet worden wären, wie schon bei den Annulaten selbst; man stützt sich bei dieser Ableitung auch auf das Vorkommen überzähliger Genitalöffnungen im 5.—8. Thoracomer der Decapoden. Indessen ist die Hypothese aus der Ontogenese noch nicht sicher zu begründen, und sie würde außerdem dazu nötigen, bei den Protostraken Nephridienpaare in mindestens allen den Metameren vorauszusetzen, in denen die Genitalorgane der Crustaceen ausmünden können. Obwohl nun auch die Auffassung anderer, segmental wiederholter Exkretionsorgane (Nephrocyten) als Nephridienreste mit der Annahme einer größeren Zahl von Protostraken-Nephridien übereinstimmen würde, läßt sich doch die Frage nach der Beziehung zwischen Genitalorganen und Nephridien einstweilen nicht entscheiden.

2. Sekundäre Genitalorgane (Begattung, Brutpflege).

Als sekundäre Genitalorgane bezeichnen wir 1) Einrichtungen, die dazu dienen, das Sperma nach dem Austritt aus dem Körper des ♂ in Kontakt mit den Eiern zu bringen, und 2) Einrichtungen, durch die die Entwickelung der Embryonen geschützt und gefördert wird. Jene Einrichtungen, die sekundären Kopulationsorgane, finden sich besonders bei den ♂, diese, die Organe der Brutpflege, bei den ♀. Zuweilen geringfügig und versteckt (Stomatopoda), lassen sie in anderen Fällen die Geschlechter schon äußerlich rasch unterscheiden.

Die Begattung, bei der das ♂ der aktive, das ♀ der passive Teil ist, besteht in einer Folge von Handlungen, für deren jede das ♂ eben mit den sekundären Genitalorganen ausgestattet ist: Aufspüren, Verfolgen, Erhaschen, Festhalten des ♀ und Applikation des Spermas.

Zum Aufspüren der ♀ dienen den ♂ die bei ihnen oft viel stärker als bei den ♀ ausgebildeten Aesthetasken (oben S. 119), deren Sitz besonders die Antennulen sind, und für die Verfolgung der ♀ sind sie oft mit einer schlankeren Körperform und einer stärkeren Muskulatur der Bewegungsorgane und folglich mit einer überlegenen Schnelligkeit und Gewandtheit ausgerüstet. Die Funktion des Packens und Festhaltens ist verschiedenen Gliedmaßen übertragen, öfters solchen, die ähnliche Funktionen (aber auf andere Objekte gerichtet) in beiden Geschlechtern bereits versahen, und deren Bau daher für den speziellen, auf die ♀ gerichteten Zweck nur in geringem Grade modifiziert zu werden brauchte (z. B. Gnathopodien der Amphipoda); nicht selten aber haschen und fesseln die ♂ ihre ♀ mit solchen Gliedmaßen, die früher als Ruder- oder gar als Sinnesorgane funktionierten, die also

für die neue Funktion sehr stark abgeändert werden mußten; das ist der Fall mit den Antennulen vieler Copepoden (Fig. 8, 44), Cladoceren und Ostracoden, mit den Antennen der Phyllopoden (Fig. 3, 64) und mancher Ostracoden und Copepoden, mit dem 1. Thoracopod der Phyllopoda conchostraca (Fig. 137) und Cladoceren, mit dem 6. Thoracopod mancher Copepoden (Fig. 142) etc.

Für die Funktion endlich, das Sperma oder die Spermatophoren dem ♀ zu applizieren, scheinen die Penes nur bei Phyllopoda anostraca, Cladocera, Ostracoda und Cirripedia thoracica auszureichen; den ♂ anderer Crustaceen fehlen die Penes entweder, oder sie sind nicht allein imstande, das Sperma an die richtige Stelle zu übertragen, so daß für diesen Dienst noch andere Beine herangezogen werden mußten: bei den Copepoda gymnoplea das 6. Thoracopod (das freilich auch zum Festhalten der ♀ dienen kann) und bei vielen Malacostraca (Isopoda, Anomostraca, Dichelopoda, Decapoda Fig. 211, 212, Stomatopoda) die zu Hilfsruten umgeformten (zuweilen fälschlich als Penes bezeichneten) vorderen Pleopodienpaare. Da die Oviduktmündung der ♀ von der Begattungs- und Befruchtungsöffnung manchmal ziemlich weit entfernt ist, so ist auch nach Uebertragung des Spermas an das ♀ der Kontakt zwischen Eiern und Sperma bisweilen noch von besonderen Einrichtungen abhängig, die sich bei Anomostraca an den hinteren Thoracopodien finden.

Mit der Begattung ist oft eine Häutung verbunden (Cirripedia rhizocephala, Isopoda, Amphipoda, Decapoda).

Bei manchen Crustaceen, namentlich bei nicht wenigen pelagischen Copepoden, Decapoden und Dichelopoden, gibt es keinerlei Brutpflege und also auch keine Organe dafür: die ♀ lassen ihre Eier einfach ins Wasser gleiten. Sonst aber üben die Krebsweibchen Brutpflege sehr allgemein und in mannigfaltiger Form. Die Anomostraca legen die Eier an geschüzten Orten ab, die Phyllopoda versehen sie vorher mit einer derben Schutzhülle, die Leptostraca bergen sie zwischen den Blättern ihrer Thoracopodien, die Stomatopoda formen mit Hilfe von Kitt einen Laichkuchen, den sie bewachen und von Schädlingen sauber halten (Fig. 27), die Branchiura und manche Ostracoda kleben die Eier an Steine oder andere Gegenstände, und andere kitten sie am eigenen Körper fest, die Copepoda an das Genitalsegment, die Dichelopoda an die hinteren Thoracopodien, die Decapoda an die Beine des Pleon (das bei den Brachyura einen breiten Schutzdeckel bildet) und tragen sie bis zum Ausschlüpfen der Jungen mit sich umher. Die Organe zur Herstellung der Hüllen und Klebstoffe wurden S. 168 erwähnt. In vielen Fällen wird für die Embryonen ein gegen die Außenwelt mehr oder minder abgeschlossener Raum (Brutraum, Matricalraum, Marsupium, Uterus) hergestellt, bei den Phyllopoda conchostraca (Fig. 2), Cladocera (Fig. 4, 6, 7, 229), manchen Ostracoda, Cirripedia (Fig. 281) durch Schale oder Mantel, bei Ascidicolidae durch erweiterte Duplikaturen von Segmenträndern, und bei Anisopoda, Isopoda, Amphipoda, Schizopoda (Fig. 15, 20, 23) durch die Brutplatten des Thorax (oben S. 71), die von beiden Seiten her übereinandergelegt, zusammen mit der Sternalwand des Thorax einen je nach dem Bedarf der Brut dehnbaren Brutraum umschließen. In diesen Räumen machen die Embryonen ihre Entwickelung durch; zuweilen ist es nur ein enger Ausgang (Geburtsöffnung), durch den die ausschlüpfenden Larven den Weg ins Freie finden.

In den meisten der genannten Fälle besteht die Brutpflege nur darin, daß das ♀ den Embryonen (zuweilen auch noch eine Zeitlang den ausgeschlüpften Jungen) Schutz gewährt; die Embryonen der Cladoceren und Isopoden aber erhalten vom Muttertier auch Nahrung, bei manchen Isopoden in Uteri, die durch Einstülpungen der Sternalhaut des Thorax entstehen. Die Brutpflege kann bei Isopoden, vielleicht auch bei Sympoden, so weit gehen, daß die Eingeweide der ♀ von ihrer (einzigen) Brut aufgezehrt werden.

3. Sexueller Dimorphismus.

Wir haben im vorigen Kapitel bereits eine Anzahl von Organen erwähnt, die der verschiedenartigen Rolle, die den beiden Geschlechtern

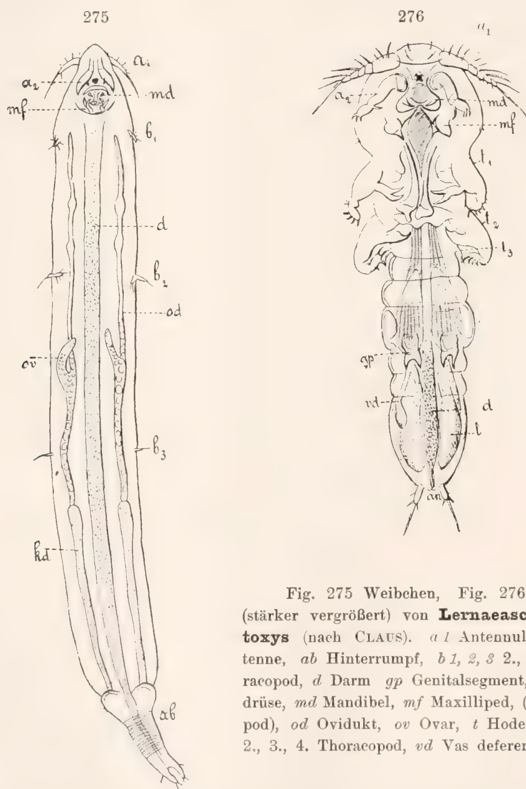


Fig. 275 Weibchen, Fig. 276 Männchen (stärker vergrößert) von **Lernaeascus nematoxys** (nach Claus). *a 1* Antennula, *a 2* Antenne, *ab* Hinterrumpf, *b 1, 2, 3* 2., 3., 4. Thoracopod, *d* Darm *gp* Genitalsegment, *kd* Eikittdrüse, *md* Mandibel, *mf* Maxilliped, (1. Thoracopod), *od* Ovidukt, *ov* Ovar, *t* Hoden, *t 1, 2, 3* 2., 3., 4. Thoracopod, *vd* Vas deferens.

bei der Fortpflanzung zugefallen ist, unmittelbar dienen, und deren verschiedenartiger Bau bisweilen schon ausreicht, um den ♀ und ♂ derselben Species ein sehr ungleiches Aussehen zu geben. Diese

sekundären Sexualcharaktere, auf denen die Erscheinung des sexuellen Dimorphismus zunächst beruht, sind bei vielen Krebsen aber nicht die einzigen Geschlechtsunterschiede; vielmehr gibt es wohl keinen inneren oder äußeren Körperteil, der nicht bei irgendeiner Art, Gattung oder Unterordnung in den beiden Geschlechtern verschieden gebaut wäre. Auf die Einzelheiten dieses Dimorphismus, die für die Systematik wichtig, in ihrer biologischen Bedeutung für die Fortpflanzung aber oft schwer verständlich sind, kann hier nicht eingegangen werden; wir wollen nur kurz auf den extremen Dimorphismus sessiler Arten und auf den zwiegestaltigen Dimorphismus der ♂ mancher Malacostraca hinweisen.

Anläufe zu extremem Dimorphismus machen z. B. schon die als Raumparasiten auf Korallen lebenden Decapoda brachyura, deren zwerghafte ♂ am Pleon der ♀ hangen, ferner manche Copepoda gymnoplea, deren ♂ bei Erlangung der Geschlechtsreife die Ernährungswerkzeuge verkümmern etc.; nirgends aber erreicht die divergente Entwickelung der Geschlechter den Grad, wie bei den sessilen und parasitischen Arten der Cirripedia, Copepoda (Fig. 275, 276) und Isopoda (Fig. 277, 278).

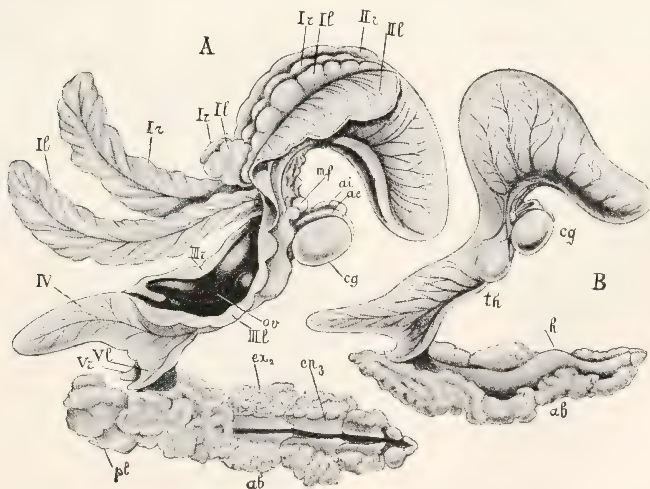
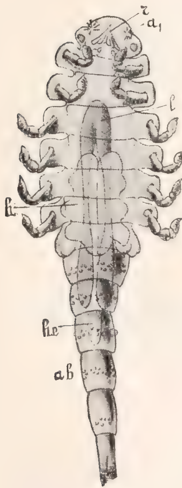


Fig. 277 A, B. **Portunion maenadis**, zwei erwachsene Weibchen vor der 1. Geburt (nach GIARD & BONNIER). In A ist die Bruthöhle in der Ventralmediane teilweise geöffnet durch Auseinanderlegen der Brutlamellen, und das Pleon so gedreht, daß man auf seine Ventralfläche sieht. In B sieht man schräge auf die Dorsalfläche des Pleon. Die römischen Zahlen *I—V* bezeichnen das 1.—5. Paar der Brutlamellen (*l* die der linken, *r* die der rechten Seite), von denen das 1. Paar jederseits einen vorderen, mittleren und hinteren Lappen hat. *ab* Pleon, *ae* Antenne, *ai* Antennule, *cg* Cephalogaster, *en 3* Endopodit des 3. Pleopods, *ex 2* Exopodit des 2. Pleopods, *h* Herzbuckel, *mf* Maxilliped, *ov* Ovar, *pl* Pleurallamelle des 1. Pleonsegments, *th* Thorax.

Die Geschlechtsreife der ♂ dieser Arten tritt verfrüht ein, auf einem Stadium von geringer Körpergröße und mit noch anderen larvalen

Merkmalen; ihre Genitalorgane bilden sich auf Kosten der übrigen Organisation aus. So entstehen die sogenannten Zwergmännchen; diese behalten bei den Lernaeidae während ihres kurzen freien Lebens den Charakter einer geschlechtsreifen Krebslarve bei; auch bei den Bopyridae tun sie dies, wenn sie nicht als proterandrische Hermaphroditen zu ♀ werden (S. 176); wenn die Zwergmännchen aber sich den ♀ zugesellen und an ihrer sessilen Lebensweise teilnehmen oder sich an sie heften, so werden sie (unter Rückbildung der Lokomotions- und anderer Organe) zu winzigen, kaum segmentierten Anhängseln der ♀ und können sogar die Merkmale von Krebsen so gut wie ganz verlieren (Cirripedia, Chondracanthidae, Lernaeopodidae). Im Gegensatz dazu kann die Körpergröße der ♀ dieser Arten schon darum nicht reduziert werden, weil die Notwendigkeit, eine große Masse dotterreicher Eier zu produzieren, mit einem geringen Körpervolumen nicht wohl vereinbar ist: vielmehr pflegen die ♀, besonders die der parasitischen Arten, sogar größer als ihre freilebenden Verwandten zu werden, weil die mühelose Aufnahme reichlicher, ausgiebiger Nahrung, von der für die Lokomotion nichts aufgewendet zu werden braucht, das Wachstum über das gewöhnliche Maß hinaus



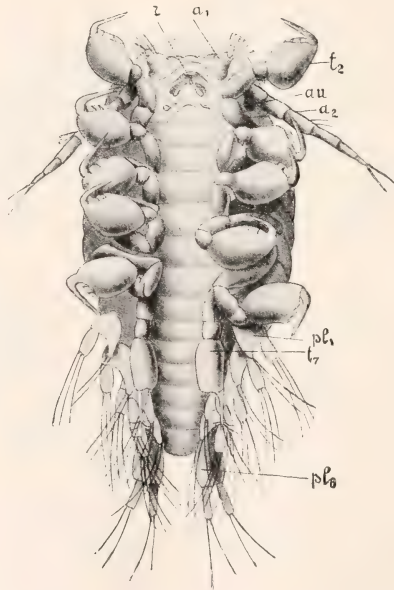


Fig. 278. Erwachsenes Männchen von **Cancrion miser** (mit Portunion, Fig. 277, nahe verwandt).

Fig. 279. Ausgeschlüpfte Larve von **Portunion maenadis** (beide Figuren nach Giard & Bonnier). *a1* Antennula, *a2* Antenne, *ab* Pleon, *au* Komplexauge, *h* Hoden, *he* Herz, *l* Darmcöca, *pl1, pl6* 1., 6. Pleopod, *r* Rüssel, *t2, t7* 2., 7. Thoracopod.

steigert. Dieser sexuelle Größen-Dimorphismus wird nun noch erhöht durch die Neigung der sessilen und parasitischen ♀ zu rätselhaften Umbildungen und Entstellungen der von den freilebenden Vorfahren ererbten Körperform, die sich sehr oft nicht aus dem Verlust der Beweglichkeit oder anderen Eigenheiten der Lebensweise ableiten lassen, die aber den ♀ eine bisweilen so sonderbare Gestalt verleihen, daß die Zusammengehörigkeit der Geschlechter nur aus ihrem Zusammenleben abzunehmen ist.

Es gibt unter den Amphipoden, Anisopoden, Isopoden und Decapoden Arten mit ♂ von zweierlei Gestalt, d. h. ♂, deren sexueller Dimorphismus in zwei Formen auftritt. In manchen Fällen bestehen die beiden männlichen Formen selbständig nebeneinander, und die dimorphen Merkmale der einen ♂ sind wesentlich verschieden von denen der anderen ♂; so ist es bei Leptochelia dubia, deren beide Männchenformen als Packer und Riecher unterschieden werden. In anderen Fällen aber handelt es sich nur um zwei Grade von Dimorphismus ähnlichen Charakters, die man als niedrigen und hohen Dimorphismus bezeichnet hat: die ♂ werden zuerst in der niedrigen Form kopulationsfähig, machen darauf eine indifferente Form von hermaphroditischem Aussehen durch und häuten sich dann zu der ebenfalls kopulationsfähigen hochdimorphen Form. Weibchen mit sekundären Geschlechtsmerkmalen von zweierlei Form sind nicht beobachtet worden.

4. Hermaphroditismus.

Typische Hermaphroditen, d. h. Tiere mit gleichzeitig funktionierenden weiblichen und männlichen Organen, finden sich nur unter den Cirripedien und machen den größten Teil der Thoracica und Rhizocephala aus. Die beiderlei Organe sind voneinander unabhängig und haben eigene Ausgänge. Zu manchen Cirripedienspecies (Scalpellum, Ibla, Dendrogaster, Duplorbis) gehören außer den typischen Zwittern noch (auf dem Cyprisstadium stehen gebliebene) Zwergmännchen, die als Ersatzmännchen funktionieren, und andere Arten sind getrenntgeschlechtlich, aus reinen ♀ und Zwergmännchen bestehend (Scalpellum, Petrarca, Abdominalia). Die Zwergmännchen von Scapellum sind in verschiedenem Grade rückgebildet; am stärksten die zu den reinen ♀ gehörigen; diese sind wurmförmig, ihre Rankenbeine und Ernährungsorgane sind verkümmert, und nur die Genitalorgane (Testis mit Vas deferens, beide unpaarig) sind gut ausgebildet. Bei den gesellig lebenden Thoracica ist die Begattung gegenseitig: der lange Penis wird in die Mantelhöhle eines Nachbars eingeführt und das Sperma in die Nähe der weiblichen Oeffnungen ergossen, wo es als klebrige Masse haften bleibt; isolierte Individuen befruchten sich wohl selbst. Selbstbefruchtung ist bei den Rhizocephala die Regel.

Unter den übrigen Crustaceen ist es nur eine Eucyphidenart, Lysmata seticaudata, deren sämtliche Individuen typische Zwitter sind. Der vordere, mit zunehmendem Alter immer mehr überwiegende Teil des Keimorgans ist weiblich, der hintere männlich; der die Spermien produzierende Abschnitt wird zuerst ausgebildet, funktioniert aber dauernd, und später also gleichzeitig mit dem eibildenden Abschnitt; Ovidukte und Vasa deferentia münden an den normalen Stellen.

Beispiele von proterandrischem Hermaphroditismus bieten die Isopoden (Fig. 280). Die jüngeren Individuen der Cymothoidae sind ♂ mit normal gebauten und funktionierenden inneren und äußeren Genitalorganen; nur ist an der medialen Seite des vorderen Abschnittes der Vasa deferentia bereits je ein Ovar mit jungen Eizellen angelegt, von dem die einstweilen noch blinden Ovidukte laterad abgehen; während die Tiere heranwachsen, verkümmern die Hoden zu kleinen Anhängseln der Ovare, die sich mit reifenden Eiern füllen, die Vasa deferentia obliterieren und die äußeren Genitalorgane schwinden; schließlich erscheinen die Brutblätter, die Ovidukte öffnen sich in den Brutraum und die Eier treten aus ihnen aus. Selbstbefruchtung findet nicht statt, sondern die jungen ♂ begatten die alten ♀. Proterandrische Hermaphroditen sind auch die Epicarida, und zwar bei den Cryptoniscidae sämtliche Individuen, die als schwimmende männliche Larven (nach vollzogener Begattung oder auch ohne sie) ein Wirttier finden, als dessen Parasit sie zu ♀ werden; bei den Bopyridae wird dagegen von den mit männlichen Organen versehenen, aber noch nicht als ♂ funktionierenden schwimmenden Larven nur die zuerst auf den Wirt gelangte und bestgenährte zu einem ♀, die nächstfolgende (selten mehr als eine) aber bleibt männlich und funktioniert definitiv als ♂, während das Schicksal der noch später sich anheftenden Larven zweifelhaft ist.

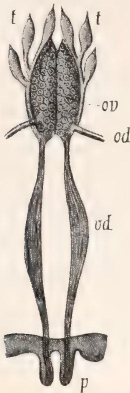


Fig. 280. Hermaphroditischer Geschlechtsapparat einer jungen **Cymothoa oestroides** (nach P. Mayer) etwas schematisiert. *od* Ovidukt, *ov* Ovar, *p* Penis, *t* Hoden, *vd* Vas deferens.

Als unvollkommenen (sei es beginnenden oder rudimentären) Hermaphroditismus kann man das Vorkommen von Eizellen in den Testes der ♂ von Orchestia und Gebia betrachten. Regelmäßig finden sich im Vorderteil der Hoden der noch nicht ganz erwachsenen, seltener der adulten ♂ von Orchestia Eizellen, die aber nie ausreifen, sondern degenerieren. Bei den ♂ von Gebia bestehen die beiden, an den Vorder- und Hinterenden durch je eine Querbrücke verbundenen Genitalschläuche aus einer vorderen, Sperma produzierenden Hälfte, und aus einer hinteren Hälfte, deren Struktur der der Ovare gleicht, deren Eier aber in Ermangelung von Ovidukten wahrscheinlich atrophieren. Vielleicht gehört hierher auch die Erscheinung, daß die Tiere beider Geschlechter von Parastacus und ebenso die ♂ von Pagurus deformis außer den normalen Geschlechtsöffnungen regelmäßig noch abnorme (innen blind geschlossene) an eben der Stelle haben, wo das andere Geschlecht die normalen hat.

Schließlich sei hier noch Literatur zitiert über vereinzelte Vorkommnisse von Hermaphroditismus bei normalerweise getrenntgeschlechtlichen Arten: Bertkau 1889; Phyllopoda: Zograff 1907; Copepoda: Nordquist 1889, Richard 1889; Isopoda: Verhoeff 1901; Amphipoda: Mayer 1890, 1903; Decapoda: Bergendal 1889, Herrmann 1890, Rosenstadt 1896a, Garnier 1901, Hay 1906, Andrews 1909a etc.

Erörterungen über den Ursprung des Hermaphroditismus bei Crustaceen möchten ohne Heranziehung der zahlreichen verwandten Erscheinungen bei den übrigen Tieren ziemlich aussichtslos sein. Wir begnügen uns daher mit folgenden Bemerkungen. Die Hermaphroditen stammen wahrscheinlich von diözischen Vorfahren ab, und ihre Fortpflanzungsart hat sich in irgendeinem Zusammenhange mit sessiler und parasitischer Lebensweise phylogenetisch entwickelt. Diese Entwickelung hat vielleicht folgenden Gang genommen. Die indifferente Genitalanlage fing bei den Jungen der diözischen Vorfahren der Hermaphroditen an, sich nicht mehr zu Keimzellen nur des einen oder anderen Geschlechtes, sondern an einem Teil zu männlichen, am anderen Teil zu weiblichen Keimzellen zu differenzieren. Die beiderlei Keimzellen differenzierten sich und reiften entweder gleichzeitig, oder aber nacheinander mit Vortritt der männlichen Zellen. Geschah bei allen Individuen einer Species diese Differenzierung und Reifung gleichzeitig, so entwickelten sich sämtliche Individuen der Species zu typischen Hermaphroditen (Cirripedia operculata); ging dagegen die Differenzierung der männlichen Zellen denen der weiblichen bei allen Individuen einer Species voraus, so wurden alle Individuen der Species zu proterandrischen Hermaphroditen (Isopoda). Es ist aber auch denkbar, daß einige Individuen einer Species ihre Keimzellen gleichzeitig, andere proterandrisch differenzierten und reiften; in diesem Falle entstanden Hermaphroditen und daneben Tiere, die zunächst bei den Hermaphroditen als Ersatzmännchen funktionierten (Scalpellum, Dendrogaster), dann aber die biologischen oder physiologischen Bedingungen für die Verwandlung in ♀ verloren und später als überflüssig überhaupt zu verschwinden begannen, je mehr die Hermaphroditen sich an gegenseitige Begattung (bei geselligem Vorkommen) oder an Selbstbefruchtung (bei isoliertem Vorkommen) adaptierten, so daß die Ersatzmännchen nur noch bei wenigen Arten übrig geblieben sind. Auf diese Weise mag sich die Erscheinung erklären, daß es innerhalb der Cirripedia pedunculata, ascothoracica und rhizocephala typische Hermaphroditen mit und ohne Ersatzmännchen gibt. Daß es aber innerhalb derselben Gruppe (Ascothoracica) und sogar desselben Genus (Scalpellum) Arten gibt, die aus typischen Hermaphroditen mit Ersatzmännchen bestehen, neben anderen diözischen, also nur reine ♀ und ♂ enthaltenden Arten, nötigt zu der Hypothese, daß der diözische Zustand dieser Arten (von Scalpellum und Petrarca) sekundär ist, daß die Vorfahren auch dieser Arten zu Zwittern mit Ersatzmännchen geworden waren, dann aber von neuem diözisch wurden, weil ihre Ersatzmännchen sich nicht (wie bei den sich zu ausschließlichen Zwittern ausbildenden Arten) als überflüssig erwiesen, sondern vielmehr so wichtig und maßgebend, daß sie die männlichen Organe der Zwitter-Individuen überflüssig machten, so daß diese sich in reine Weibchen umwandelten.

5. Parthenogenese.

Parthenogenetische Fortpflanzung kommt nur bei Phyllopoden, Cladoceren, Ostracoden und vielleicht Cirripedia rhizocephala (Sylon) vor, und zwar wohl bei sämtlichen Arten der Phyllopoden und Cladoceren, während es unter den Ostracoden Arten mit ausschließlicher

Gamogenese, mit temporärer oder lokaler Gamogenese, und unter den Cyprididae, wie es scheint, auch Arten ohne ♂, also mit permanenter Parthenogenese gibt. Bei Phyllopoden, Cladoceren und einem Teil der Ostracoden wechselt gamogenetische und parthenogenetische Fortpflanzung ab. Bei den Süßwasser-Cladoceren verläuft dieser Wechsel in bestimmten, mit der Jahreszeit zusammenhängenden Zyklen: nach einer für jede Art charakteristischen Zahl von Generationen, die aus unbefruchteten, im Brutraum sich entwickelnden Eiern (Subitaneiern) entstehen, treten ♂ auf, und die von diesen befruchteten Eier (Dauereier, Wintereier) erhalten eine dicke Schale (Ephippium) und werden abgelegt (s. unten S. 180). Dieser Cyclus wiederholt sich 1, 2 oder mehrere Male im Jahr (mono-, polyzyklische Arten); unter dauernd günstigen Lebensbedingungen scheinen bei manchen Arten die zweigeschlechtlichen Generationen ganz auszufallen (azyklische Arten). Inwieweit der Ablauf der Fortpflanzungsperioden von äußeren Faktoren (besonders Temperatur und Ernährung) beeinflußt und abgeändert werden kann, ist noch nicht ausgemacht. Die parthenogenetischen Generationen der marinen Onychopoden (Podon, Evadne) folgen einander sehr schnell, da die aus dem Brutraum des Muttertieres frei werdenden Jungen in ihrem Brutraum bereits Embryonen des Blastulastadiums bergen, und also Pädogenese stattfindet.

Phyllopoda (Spangenberg 1875, Nitsche 1875, Claus 1886, Brauer 1894, Sars 1896 a, Ekman 1903, Nowikoff 1905 a, Zograff 1907). Die Genitalorgane sind paarig, ohne mediane Verbindungsstücke, bis auf den unpaarigen Endteil der Ovidukte der Anostraca. Ihre Mündungen liegen bei den Geschlechtern einer Species im gleichen Segment, und zwar bei allen Notostraca und Conchostraca im 11. Rumpfsegment, wo sie bei den Conchostraca und den ♂ der Notostraca an der Medialseite der Protopodite des Beines einfach ausmünden, während bei den ♀ der Notostraca die Ovidukte sich in jedem Protopodit vorher zu einer Eikapsel erweitern. Bei den Anostraca münden die Genitalorgane an der Ventralseite des Genitalsegmentes; dies folgt auf das letzte beintragende Segment und ist aus 2 Metameren verschmolzen, bei den meisten Anostraca aus dem 12. und 13. Rumpfmetamer, nur bei Polyartemia aus dem 18. und 19. und bei Polyartemiella aus dem 20. und 21.; die Gliedmaßen beider Metamere sind in die äußeren Genitalorgane (Eiersack und Penes) umgewandelt. Die Ovare der meisten Anostraca liegen ganz in den beinlosen Segmenten des Hinterrumpfes, in den sie verschieden weit nach hinten hineinreichen; ihre caudad umgebogenen Vorderenden gehen direkt in die Ovidukte über; bei Branchinecta liegen die Ovare jedoch in den beintragenden Segmenten und setzen sich mit den Hinterenden in die Ovidukte fort, und bei den Polyartemiidae gehen die kurzen Ovare weder vorn noch hinten über das Genitalsegment hinaus, und die Ovidukte treten aus ihrem mittleren Teil aus. Die langen Ovare der Notostraca und Conchostraca beginnen vorn im Rumpf und reichen caudad über das 11. Segment hinaus, bei den Conchostraca bis gegen das Analsegment; die Ovidukte gehen laterad von ihnen ab. Die Ovare der Anostraca sind einfache Schläuche, die der Notostraca und Conchostraca haben lappige oder verästelte Divertikel, die in die Beine hineinragen können. Das Keimepithel liegt in den Ovaren der ganzen Länge nach, bei den Anostraca in Form eines ventralen oder lateralen

Streifens, bei den Notostraca und Conchostraca in den Divertikeln; die auf Kosten von je 3 Nährzellen heranwachsenden Eier treten dorsad ins Schlauchlumen und bei den Anostraca dann in die Oviduktblasen ein. Das Genitalsegment der weiblichen Anostraca hat folgenden Bau: seine Ventralwand ist vorgewölbt und nach hinten in den oft sehr langen sogenannten Eiersack ausgewachsen, an dessen Hinterende die Oeffnung für den Eintritt des Spermas und die Ablage der Eier ist. Jeder Ovidukt bildet, nachdem er aus dem Ovar ausgetreten ist, eine Blase, und beide Oviduktblasen münden in eine dritte Blase, den unpaarigen Uterus, der mit der Vagina in die erwähnte Oeffnung ausmündet. (Zwischen den Oviduktblasen und dem Uterus findet sich bei Branchipus eine Verschlußvorrichtung, die bei Artemia fehlt, aber mit der Befruchtung nichts zu tun hat, da sie auch bei Polyartemia fehlt, wo ebenfalls, wie bei Branchipus, die Eier erst nach oder bei der Begattung in den Uterus eintreten.) Die ganzen Ovidukte sind muskulös, die Ovarien nicht. Die Vagina ist ektodermal, ob auch der Uterus, ist strittig. Zwischen Uterus und Segmentwand liegen Drüsenmassen (Produkte der Uteruswand), die ihr Sekret in den Uterus ergießen, wo sich daraus die Eischalen bilden (Eischalendrüsen).

Die beiden Hodenschläuche der Anostraca liegen wie die Ovare im Hinterrumpf, biegen vorn im Genitalsegment caudad um und gehen in die Vasa deferentia über; nur bei den Polyartemiidae reichen sie in die beintragenden Segmente hinein, so daß sie hier (wie die Ovidukte) mitten aus den Hodenschläuchen abgehen. In dieser Familie liegt das Keimepithel vorn und hinten in den Schläuchen, während es bei den anderen Anostraca nur den hinteren Abschnitt einnimmt; der vordere Abschnitt funktioniert mit seinem schleim-sezernierenden Epithel vielmehr als Prostata, und die gleiche Funktion hat bei den Polyartemiidae der proximale Teil der Vasa deferentia. Diese sind mit Muskelringen oder -netzen versehen; sie erweitern sich (öfters nur wenig) zu je einer Vesicula seminalis, ehe sie in die ausstülpbaren, durch kräftige Muskeln retraktilen, oft mit Widerhäkchen bedeckten Penes eintreten. Die Hoden der Notostraca und Conchostraca scheinen dieselbe Lage und Ausdehnung und ähnliche Form zu haben wie die Ovare.

Die Begattung der Notostraca, deren ♂ weder Pack- noch Kopulationsorgane haben, ist unvollkommen bekannt, aber man muß annehmen, daß das ♂ das Sperma in die Eikapsel bringt. Die ♂ der Anostraca packen die ♀ mit den Antennen, die ♂ der Conchostraca mit dem 1. Beinpaar. Die Eier der Conchostraca quellen während der Kopulation aus den Ovidukten heraus, werden befruchtet und an die in den Schalenbrutraum hinaufreichenden Fäden des 9.—11. Beines geklebt. Der Doppelpenis der Anostraca dringt in die Vulva der befruchtungsbedürftigen ♀ ein und zugleich treten die Eier aus den Blasen in den Uterus, worin die Befruchtung stattfindet; Artemia produziert auch ohne Begattung sowohl dünnschalige Subitan- als dickschalige Dauereier; die Dauereier werden schon nach Beendigung der Keimblätterbildung abgelegt. Ihre dicke, harte, oft sonderbar geformte und skulpturierte Eischale erhalten die Eier sogleich nach der Befruchtung, bei den Anostraca im Uterus aus dem Sekret der anliegenden Eischalendrüsen; bei den Conchostraca, vielleicht auch bei den Notostraca, werden die Eier schon im Ovar von einer schaumigen Hülle umgeben, die das Epithel des Ovarialkanals sezerniert; sie erhärtet zur Schale erst in den Eikapseln oder im Brutraum.

Cladocera (Leydig 1860, Claus 1876 b, 1877 a, Weismann 1877, 1879, Stingelin 1897, Zwack 1907, Kuttner 1911). Fig. 4—7, 229. Die Genitalorgane liegen zu beiden Seiten des Darmes ohne mediane Verbindung; es sind fast immer einfache Schläuche, selten haben die Hoden flache Divertikel. — Ovar. Die Ovidukte gehen von den Ovaren nahe vor deren Hinterende ab und münden an der Dorsalseite des Rumpfes in den hinteren Teil des Brutraums. Das Keimlager ist bei den Ctenopoda im Vorderende, sonst überall im Hinterende der Schläuche, so daß die reifenden Eier meistens zuerst rostrad, dann caudad (dorsal von den nachschiebenden jüngeren Zellen) rücken und nahe vor dem Keimlager durch die meist kurzen Ovidukte in den Brutraum treten. Jedes Ei entsteht aus der 3. Zelle einer Gruppe von 4 Keimzellen, indem die Eizelle die drei anderen Zellen (Nährzellen) resorbiert; den parthenogenetischen Subitaneiern genügen meistens diese 3 Nährzellen, die befruchtungsbedürftigen Dauereier resorbieren aber gewöhnlich noch andere Keimzellengruppen. Die in den Brutraum gelangten Subitaneier werden vom Muttertier noch weiter ernährt, indem aus der Schale, bei Moina auch aus dem zu einem Nährboden umgewandelten dorsalen Rumpfintegument, Blutflüssigkeit in das den Brutraum erfüllende Fruchtwasser filtriert, oder indem (Onychopoda) die zu einer Fruchtwasserdrüse ausgebildeten Hautdrüsen dieses Integumentes eiweißhaltige Sekrete absondern, wodurch das starke Wachstum der kleinen dotterlosen Embryonen der Onychopoda ermöglicht wird. Für die hierbei nötige Dichtung des Brutraumes gegen die Außenwelt ist durch verschiedene Vorrichtungen gesorgt; bei den Onychopoden geschieht dies durch völlige Verwachsung der Schalenränder mit der Rumpfhaut (nur beim Geschlechtsweibchen bleibt eine kleine Begattungsöffnung zur Einführung des Spermas offen), so daß zur Freigabe der ausgewachsenen Brut (oder der Dauereier) jedesmal eine durch eigentümliche Vorgänge komplizierte Häutung stattfinden muß. Um die immer nur in geringer Zahl vorhandenen Dauereier der Cladoceren produziert die Hypodermis der dorsalen Schalengegend eine kompliziert gebaute Chitinkapsel (Ephippium), die mit der abgeworfenen Spolie oder dem toten Tier zu Boden sinkt. — Die Testes münden mit kurzen, muskulösen Vasa deferentia fast immer ventral am Hinterrumpfe, zuweilen noch etwas vor der Rumpfbeuge, öfters aber ganz am Hinterende des Rumpfes, bei manchen Ctenopoda und Onychopoda an der Spitze von ein Paar Penes, die ein umgewandeltes Gliedmaßenpaar sind. Sie werden als solide Stränge angelegt, in denen die Spermienbildung von hinten nach vorne fortschreitet, oder haben das Keimlager im Vorderende. Die Spermien sind unbeweglich; ihre Zahl, Größe und Form (meist einfache Kugeln, aber auch Stäbe, Halbmonde, zerfaserte Platten) ist sehr verschieden. — Die ♂ packen und halten die ♀ mit dem 1. Rumpfbein, bisweilen auch mit den Antennulen; die Befruchtung erfolgt (vor Bildung einer Eihaut) in den Ovidukten (Ctenopoda) oder im Brutraum oder im Ephippium.

Ostracoda (Claus 1891 a, Müller 1894, Daday 1895, Woltereck 1898, Ramsch 1906, Lüders 1909, Schleip 1909, Bergold 1910). Die Ovare sind überall paarig und meistens auch die Ovidukte. Die Ovare bestehen aus jederseits einem Sack (Halocyprididae, Cypridinidae), der dem Darm anliegt, oder einem Schlauch (Cyprididae, Cytheridae), dessen blindes Ende sich bei fast allen Cyprididae in die Duplikatur der Schale schiebt. Das Keimlager liegt an der Medialwand des Sackes (Cypridinidae), oder bildet ein laterales Säckchen (Halocyprididae), oder füllt

das blinde Schlauchende (Cyprididae, Cytheridae). Die reifenden Eier stülpen die Wand der sackförmigen Ovare follikelartig vor, so daß das Ovar einer Traube gleicht, oder liegen in den Schläuchen in einer ihrem Reifestadium entsprechenden Folge (Keimzone, Synapsiszone etc.). Die Ovidukte münden paarig ventral; nur bei den Halocyprididae vereinigen sie sich zu einem unpaarigen Rohr, das sich zu einer Blase erweitert und links von der Mediane ausmündet; in der Blase (Befruchtungsblase, Uterus) findet die Befruchtung statt und erhalten die Eier ihr Chorion aus dem Sekret des Blasenepithels. Zwischen den Eiern treten im Ovarschlauch der Cyprididae abnorme Eier auf, die wohl nicht zur Ernährung der Eizellen dienen. — Auch der Kopulationsapparat ist meistens paarig und die Eingänge ins Rec. seminis liegen nahe bei den Oviduktmündungen. Bei den Cypridinidae sind die Rec. sem. äußerlich hervortretende Wülste (trotz ihrer Chitinwand auch als Spermatophoren gedeutet); sonst liegen sie im Innern des Körpers. Einen komplizierten Kopulationsapparat besitzen die Cyprididae und andere Podocopa; hier gehen die durch Muskeln beweglichen Vaginae in jederseits ein Rohr über, das zuweilen zu einer Kopulationsblase erweitert ist, dann rostrad sich schlängelt oder selbst Knäuel und Spiralen bildet (Spiralkanal) und sich kurz vor dem Uebergang in das (zwischen Darm und Ovidukt gelegene) Rec. sem. zu einem drüsigen Abschnitte erweitert; in den distalen Teil der Kopulationsblase mündet eine bisweilen sehr große Drüse (Kittdrüse?) mit chitinigem Ausführgang. Wie der Endteil des Oviduktes ist bei den Halocyprididae auch der Kopulationsapparat unpaarig; die rechts von der Mediane gelegene Vagina setzt sich in einen drüsigen(?), quergelegenen Gang fort und erweitert sich zu einer oder zu zwei Blasen (Samenkapsel, Samentasche). — Die Befruchtung findet kurz vor oder bei dem Austritt der Eier aus den Ovidukten statt. Die Eier entwickeln sich schubweise entweder zwischen den Schalenklappen (Cypridinidae, einige Cytheridae) oder werden abgelegt oder (Cyprididae) an Wasserpflanzen etc. geklebt.

Die männlichen Organe (von den Cytheridae unzulänglich bekannt) sind paarig, mit Ausnahme des Endabschnittes der Vasa deferentia, die einen medianen Ausgang zwischen den Lateralteilen des Penis haben (Cypridinidae) oder sich zu einem unpaarigen Rohr vereinigen, das sich an der Spitze des Penis öffnet; der ventrale, oft sehr große Penis ist meistens symmetrisch gebaut und weist durch seine Ontogenese, zuweilen auch schon durch seine paarige Gestalt, auf die Entstehung aus 1 oder 2 Gliedmaßenpaaren hin; bei den Halocyprididae aber entspringt er links von der Mediane. Die Testes der Cypridinidae (Fig. 257) und Halocyprididae liegen im Hinterrumpf und sind jederseits ein birnförmiger Körper; ihre Vasa deferentia sind kurz und weit. Bei Bairdia finden sich jederseits 8 kuglige Hoden, die in je ein sehr langes verschlungenes V. def. ausgehen. Die Cyprididae haben schlauchförmige Testes, die in die Schalenduplikaturen hineinreichen; die 2 vorderen und 4 hinteren Hodenschläuche jeder Seite vereinigen sich zu je einem V. def. von kompliziertem Verlauf und Bau; an der Grenze zwischen seinem proximalen, nicht chitinigen und seinem distalen, chitinigen Abschnitt bildet jedes Vas deferens den Ejakulationsapparat: eine zylindrische Röhre mit dicker, muskulöser, von Chitin bekleideter Wand.

Cirripedia (Hoek 1883—84, Delage 1884, Fowler 1889, Nussbaum 1890, Knipowitsch 1892, Duboscq 1901, Berndt 1903, 1907, Gruvel 1905, Smith 1906, Leroi 1907). Die Thoracica (Fig. 42 A, B)

sind mit Ausnahme einiger Scalpellum Zwitter. Die paarig angelegten Ovare, deren zahlreiche Lappen miteinander verschmelzen, liegen außerhalb des eigentlichen Körpers, bei den Operculata im basalen Leibeshöhlenraum, bei den Pedunculata im Stiel (in den sie während des Puppenstadiums hineinrücken); von ihrer rostralen Ecke geht jederseits ein Ovidukt ab, der an der Basis des 1. Rankenbeins auf einer Papille mündet; mit Hilfe des Sekretes des distalen Abschnittes der Ovidukte bilden sich im erweiterten Endstück der Ovidukte Eiballen (Eilamellen), die, von einer porösen Masse umhüllt, in die Mantelhöhle abgelegt werden; dort bleiben sie, bei den meisten Pedunculata von einem Paar mit Häkchen besetzter Falten der inneren Mantelwand (Frena ovigera) festgehalten, bis die Jungen ausschlüpfen. Die Testes sind verästelte Coeca, deren Divertikel im ganzen Körper zwischen anderen Organen liegen, in die Protopodite der Rankenbeine reichen und bei manchen Pedunculata Ausstülpungen der dorsalen Integumentwand verursachen; ihre Sammelröhren öffnen sich an verschiedenen Stellen in ein Paar Vasa deferentia; diese liegen symmetrisch lateroventral vom Darm, sind am rostralen Ende zu Blasen erweitert, verjüngen sich caudad und vereinigen sich in der Nähe des Afters zu einem unpaarigen Ductus ejaculatorius, der an der Spitze des Penis mündet; Vas deferens und Ductus ejaculatorius haben muskulöse Wände.

Abdominalia. Getrennte Geschlechter. Die weiblichen Organe ähneln denen der Pedunculata, nur liegen die Oviduktmündungen weiter caudad; die bei Alcippe verzweigten und anastomosierenden, bei Cryptophialus einfachen und gesonderten beiden Ovarcoeca liegen im Discus. Die Organe der flaschenförmigen Zwergmännchen sind unpaarig; der große Hoden setzt sich in ein birn-, dann röhrenförmiges Vas deferens fort, das in den langen (bei Cr. bis 9mal so lang wie das Tier), sehr beweglichen, aus einer Scheide vorstülpbaren Penis eintritt.

Ascothoracica. Zwitter (Dendrogaster) oder getrennt (Petrarca, Laura?). Die Ovare sind paarig; bei Petrarca liegen sie beiderseits vom Darm, sind knollig und durch eine die jüngsten Keime enthaltende Querbrücke verbunden. Bei Dendrogaster ist jedes Ovar ein geknäuelter Schlauch in der Manteldupikatur, der mit verästelten, in die Mantelhöhle führenden Hohlräumen vielfach in Verbindung steht; durch diese gelangen die Eier in die Mantelhöhle; es sind 2 Ovidukte da, die im 1. Thoracomer ausmünden, aber mit ihrem proximalen (blinden) Ende mit den Ovaren nicht kommunizieren. Diese Kommunikation scheint auch bei Laura und Petrarca zu fehlen. Die Eier (von Dendrogaster) fallen einzeln und ohne Hülle in den Mantelraum, nachdem sie im Ovar befruchtet worden. — Die Hoden liegen posterodorsal von den Ovaren, sind schwach gelappt und entsenden 2 Vasa deferentia, die bis in die Spitze des Penis getrennt bleiben. Die Organe der Zwergmännchen von Dendrogaster sind nicht bekannt.

Rhizocephala (Fig. 281). Zwitter mit Selbstbegattung; ausgenommen Sylon (reine ♀ mit Parthenogenese) und Duplorbis (Zwitter mit funktionierenden Zwergmännchen); die vermeintlichen Zwergmännchen der anderen Rhizocephala sind degenerierende Cyprispuppen. Das Ovar besteht aus 2 lateralen, durch den ganzen Eingeweidesack verzweigten, durch einen weiten Mediankanal verbundenen Massen; es soll aus einer unpaarigen Anlage entstehen. Ovidukte kurz vor der Mündung (am vorderen Teile des Sackes) in den Mantelraum zu einem Atrium erweitert; in jedes Atrium mündet eine (bei Sacculina stark verzweigte)

Eikittdrüse, deren Sekret die Eier beim Austritt zu jederseits einer Masse verklebt (die Form der Eimassen hat bei Sacculina eine auffällige Aehnlichkeit mit der der Kittdrüsen); Widerhäkchen (Retinacula) auf der Wand der Mantelhöhle halten die Eimassen in ihr fest. Zwischen der Ausstoßung einer Brut von Nauplien aus der als Geburtsöffnung dienenden sogenannten Kloake und dem Eintritt eines neuen Geleges in den Mantelraum findet stets eine Häutung statt. — Hoden schlauch- oder birnförmig, paarig, etwas asymmetrisch am Uebergang des Eingeweidesackes ins Mesenterium gelegen, münden am hinteren Teil des Mesenteriums in die Mantelhöhle; die Keimzone ist nur ein kleiner Teil der Testes, der größere Teil ist ein Gewebe von hypertrophierenden und dann degenerierenden Keimzellen, in dessen Hohlräumen die Spermien reifen. Die Mündungen der Vasa deferentia werden nach dem 1. Gelege durch einen Chitinpfropf geschlossen, der bei jeder Häutung entfernt wird. Nur Clistosaccus hat unpaarige männliche Organe und eine über den ganzen Hoden ausgebreitete Keimzone.

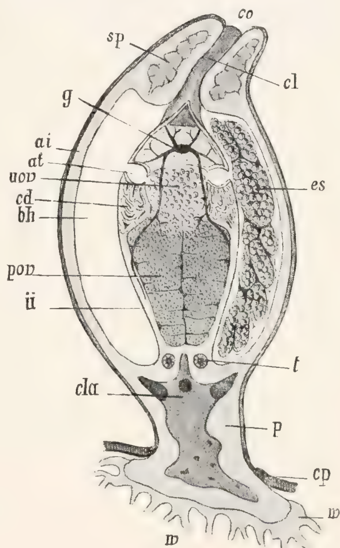


Fig. 281. Längsschnitt durch eine reife **Sacculina carcini externa** (nach Delage). *ai* Mantel, *at* Atrium, *bh* Brutraum (links leer gezeichnet), *cd* Eikittdrüse, *cl* Kloake, *cla* Zentrallakune des Stiels, die sich in die Lakunen des Mantels, Wurzeln etc. (Leibeshöhle) fortsetzt, *co* Kloakenöffnung, *cp* Integumentpanzer des Wirtes, *es* Eiballen, *g* Ganglion, *ii* Integument des Körpers, das in die innere Wand des Mantels übergeht, *p* Stiel, *pov* paariger Teil des Ovars, *sp* Sphincter der Kloake, *t* Hoden, *uov* unpaariger Teil des Ovars, *w* Wurzeln.

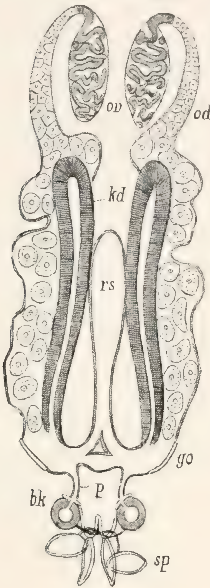
Branchiura (Claus 1875b, Grobben 1908). Ovar unpaarig, mit dorsalem Keimlager, in den vorderen Thoracomeren zwischen Aorta und Darm nicht genau median gelegen, geht rostrad in 2 Ovidukte aus, einen funktionierenden und einen obliterierten; beide biegen caudad um und münden in eine Tasche des Integumentes, die sich am ventralen Hinterrande des 4. Thoracomers öffnet. Mit dem Sekret des Oviduktepithels werden die Eier an fremde Gegenstände geklebt. Hinter der Genitaltasche befindet sich jederseits auf einer Papille an der Ventralseite der Schwanzflosse der Eingang in ein Rohr, das in das noch weiter hinten gelegene Rec. seminis führt; eine Verbindung zwischen diesem und den Ovidukten existiert nicht. — Testes paarig, bohnenförmig, in der Schwanzflosse gelegen; ihre Vorderenden, an deren dorsaler Wand die jüngsten Keimzellen liegen, setzen sich rostrad in je ein enges Rohr fort; die beiden Rohre münden in eine unpaarige, im 3. und 4. Thoracomer gelegene Blase, aus der jederseits ein Vas deferens caudad geht; die beiden Vasa deferentia biegen mediad um, legen sich aneinander und münden zu-

sammen auf einer Papille an der Ventralseite des 4. Thoracomers; an der Biegestelle mündet in sie je eine Drüse (Prostata), die rostrad weit in den Cephalothorax hineinreicht und lappig sein kann.

Copepoda (Claus 1863a, 1868b, 1889, 1893c, Gruber 1879, Giesbrecht 1882, 1892, 1899, Canu 1892, Steuer 1895, 1903). Weibliche Organe. Freilebende Arten. Fig. 269. Ovar meistens unpaarig, in den vorderen Thoracomeren gelegen; doch erstreckt sich sein hinterer, die jüngsten Keime bergender Zipfel bei manchen Gymnoplea (Acartia, Lucicutia) bis in die hintersten Segmente des Vorderrumpfes. Das Ovar gabelt sich rostrad in die beiden Ovidukte, die caudad umbiegen und im 7. Thoracomer (Genitalsegment) ausmünden, meist ventral (zuweilen nahe beieinander oder sogar in einen gemeinsamen Spalt) oder lateral, aber auch nahe der dorsalen Mediane (Corycaeus); die Cuticula reicht wenig in die Mündungen hinein. Die Ovidukte bilden bei den Gymnoplea höchstens vorn ein rostrades Divertikel, bei den Podoplea dagegen gewöhnlich mehrere, oft sogar verästelte; das hinterste kann bei Cyclopidae und Harpacticidae bis ins Analsegment reichen. Die Eier, die viele Gymnoplea einzeln fallen lassen, werden sonst stets zu 1 oder 2 Eiballen zusammengeklebt, die am ♀ bis zum Ausschlüpfen der Nauplien hängen bleiben; den Klebstoff sezerniert die Wand des Endstücks der Ovidukte (nur bei Cyclops soll dies Sekret das Chorion liefern, der Eiballenkitt aber aus einer Drüsenmasse am Rec. seminis stammen). — Parasiten. (Fig. 275, 282.) Ovar zuweilen unpaarig (Ascidicolidae, Asterocheridae, Mytilicola), manchmal in Form einer Brücke zwischen den Ovidukten, gewöhnlich paarig (Caligidae, Lernanthropus, Lernaeascus, Lernaeidae). Die Ovidukte, selten gerade, bilden jederseits entweder ein Hufeisen (mit einem blinden Ende) oder Schlingen oder Divertikel. Nicht selten wird der Kitt für die Eiballen und Eischnüre (Fig. 322) von einem besonderen schlauchförmigen Divertikel des Endteils der Ovidukte sezerniert (Cancerilla, Dichelestiidae, Caligidae, Lernaeidae); manche Ascidicolidae bilden keine Eiballen, sondern die Embryonen entwickeln sich in einem von Duplikaturen des Vorderrumpf-Integumentes gebildeten Brutraum.

Im 7. Thoracomer der ♀ (das mit einem oder mehreren der folgenden Segmente zum Genitalsegment verschmilzt) finden sich außer den Legeöffnungen auch die Begattungsöffnungen, an die das ♂ die Spermatophoren klebt. Die gegenseitigen Beziehungen beider Oeffnungen sind mannigfach. Die allermeisten Gymnoplea, und die Cyclopidae, Harpacticidae, Ascidicolidae haben eine mediane (ventrale) Begattungsöffnung; diese steht (abgesehen von einigen Gymnoplea, die nur eine mediane Grube haben, aus der beim Austritt der Eier auch das Sperma wieder austritt) nach beiden Seiten mit einer lateralen, an oder in jeder Oviduktmündung liegenden Befruchtungsöffnung in Verbindung, und zwar führt von der medianen Begattungsöffnung entweder ein Gang in ein medianes, bisweilen in laterale Lappen gespaltenes Receptaculum seminis, aus dem wiederum beiderseits ein Gang zur lateralen Befruchtungsöffnung führt (nur bei Pleuromamma sind beide ausführende Gänge zu einem vereinigt), oder der mediane Gang gabelt sich zunächst, und jeder Ast erweitert sich zu einem lateralen Receptaculum. Bei den Caligidae tritt das Sperma durch ein Paar ventraler Begattungsöffnungen ein, deren jede in ein Receptaculum führt; die beiden Receptacula stehen median in Verbindung und öffnen sich laterad in die Legeöffnungen. Oft aber funktioniert dieselbe Oeffnung als Begattungs- und Befruchtungsöffnung;

diese liegt dann jederseits an oder in den ganz laterad oder selbst dorsad verlagerten Legeöffnungen, und es erweitert sich entweder der von jeder Oeffnung abgehende Gang zu einem besonderen (paarigen) Receptaculum (Asterocheridae), oder die beiden Oeffnungen sind durch ein unpaariges Querrohr verbunden, das entweder selbst als Receptaculum dient (Saphirina, Copilia), oder eine medianes, rostrades, öfters sehr großes Receptaculum bildet (Lichomolgidae, Dichelestiidae, Philichthyidae). Eine mit Chitin ausgekleidete Einstülpung des Integumentes mit 2 Ausgängen, die das Receptaculum der Copepoden mithin bisweilen ist, könnte Schwierigkeiten für die Häutungen ergeben, die aber nicht bestehen, weil die Häutungen nach erlangter Geschlechtsreife aufhören.



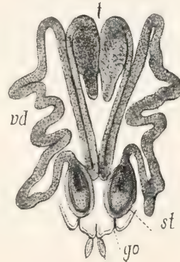


Fig. 282 weiblicher, Fig. 283 männlicher Genitalapparat von **Lernanthropus** (nach Heider). *bk* brauner Körper, *go* Austrittsöffnung der Genitalprodukte, *kd* Eikittdrüse, *od* Ovidukt, *ov* Ovar, *p* Verbindungskanal zwischen Begattungsöffnung und Rec. eminis (*rs*), *sp* Spermatophore, *st* Spermatophorentasche, *t* Hoden, *vd* Vas deferens.

Die männlichen Organe (Fig. 272, 276, 283) sind bei den Gymnoplea und manchen Podoplea (Harpacticidae p. p.) einseitig ausgebildet. Bei den übrigen Copepoden sind sie paarig, bis auf den bei freien und auch bei vielen parasitischen Arten unpaarigen Hoden, der aber bei anderen Parasiten zweilappig oder zweiteilig oder (Lernanthropus, Lernaeascus, Lernaeidae etc.) durchaus paarig ist. Die Hoden, die meist etwa an derselben Stelle wie die Ovare liegen, sind bei manchen Parasiten caudad gewandert, bei Mytilicola und Lernaeascus (Fig. 276) ans Ende des Hinterrumpfes. Vorne geht das alsbald caudad umbiegende Vas deferens ab, das bei den freien Arten gewöhnlich drei Abschnitte unterscheiden läßt: einen dünneren, der gewöhnlich eine Schlinge bildet, einen dickeren, in dem die Spermatophoren entstehen (Spermatophorenanlage), und die dickwandige Spermatophorentasche, die bei den Gymnoplea noch im Vorderrumpf liegt und im 1. Segment des

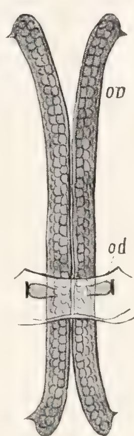
Hinterrumpfes (7. Thoracomer) lateral ausmündet, bei den Podoplea aber in den Hinterrumpf gerückt ist und beider- oder nur einseitig unter einer ventralen Klappe des 7. Thoracomers ausmündet. Die beiden ersten Abschnitte des Vas deferens sezernieren die (also nicht chitinige) Hülle und den zentralen Austreibestoff der Spermatophoren; diese bleiben bis zur Begattung in der Tasche, d. h. bis sie am ♀ durch einen Klebstoff befestigt werden, der bei den Podoplea am Vorderende der Tasche sezerniert wird. Zur Begattung packt das ♂ das ♀ mit den Greifantennulen oder Antennen oder Maxillipeden und klebt mit oder ohne Hilfe des 6. Thoracopods die Spermatophoren an.

Leptostraca (Claus 1888). Ovare und Testes paarig, schlauchförmig, reichen aus der hinteren Kopfgegend bis in die letzten Pleonsegmente. Von den Testes geht jederseits ein kurzes Vas deferens ab, das auf einem Zapfen am Coxale des 8. Thoracopods mündet; ob im 6. Thoracomer mündende Ovidukte vorhanden sind, ist unsicher. Keimlager besonders in der Lateralwand der Schläuche; die Hoden enthalten dort auch Sekretzellen, die um eine Anzahl der kugligen Spermien Kapseln bilden; die reifenden Eier liegen einreihig an der Medialwand der Ovare zwischen Querwänden von kleinzelligem Epithel. Begattung unbekannt. Die Embryonen entwickeln sich in einer Art Brutraum zwischen den Thoracopodien.

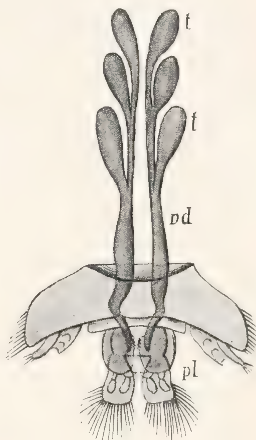
Anisopoda (Claus 1887 b). Die paarigen Genitalorgane entstehen aus jederseits einem Zellhaufen im 5. Thoracomer. Die beiden Ovarschläuche durchziehen den ganzen Thorax; Keimlager an ihrer Lateralseite; reifende Eier zu 1—2 Reihen in Fächern, die das Epithel bildet. Nach den Häutungen, bei denen die Brutblätter hervortreten, findet sich hinter den Brutblättern des 6. Thoracopods jederseits die Legeöffnung, die inzwischen wieder verschwindet. Begattungsöffnung und Rec. seminis nicht bekannt. Die birnförmigen Testes bleiben auf das 5. Thoracomer beschränkt; die Vasa deferentia erweitern sich im 8. Thoracomer zu je einer Blase und münden mit getrennten Ductus ejaculatorii am Ende eines Medianstachels oder vereinigen sich zu einer medianen Blase mit zwei kurzen Ausführgängen.

Isopoda (Dohrn 1867, Mayer 1879, Weber 1881, Friedrich 1883, Leichmann 1891, Bonnier 1900, Caullery & Mesnil 1901, Caullery 1908). (Fig. 277, 280, 284, 285.) Geschlechter bei den meisten Isopoden getrennt. Die paarigen Ovare bilden jederseits einen Schlauch, der den Thorax durchzieht und ins Pleon reichen kann; er ist bei den Epicarida vielfach gewunden. Das Keimlager ist ein lateraler Längswulst, während die reifenden Eier an der Medialseite in Epithelfächern liegen. Im 6. Thoracomer gehen die Ovidukte laterad ab zu ihren medial von den Rumpfgelenken des 6. Thoracopods gelegenen Mündungen. Der ektodermale Endteil der Ovidukte bildet durch Erweiterung oder Ausstülpung je ein Rec. seminis, von dem aus die Eier in den Ovaren befruchtet werden; die Rec. seminis fehlen bei Limnoria und sollen bei den Oniscoidea neben den Ovidukten liegen. — Die ebenfalls paarigen Testes sind jederseits 3 Schläuche (nur 1 Schlauch bei Anthuridae, Gnathiidae und Epicarida) mit den Keimlagern in den vorderen Abschnitten; sie vereinigen sich jederseits zu einem Vas deferens, dessen Vorderteil bei Oniscoidea etc. zu einer Samenblase erweitert ist; die Vasa münden am Hinterrande des 8. Thoracomers (nahe der Mediane, aber mit Ausnahme einiger Bopyridae getrennt) auf einem oder zwei kurzen Zapfen; als Ueberleitungsorgan des Spermas zu den

weiblichen Oeffnungen funktioniert besonders das 2. Pleopod; bei den Oniscoidea ist oft auch das 1. Pleopod Hilfsorgan der Kopulation. — Eiablage und Brutpflege verläuft bei den meisten Isopoden (z. B. Asellus) ähnlich wie bei anderen Malacostraca; auf die Begattung folgt eine Häutung, bei der die Brutblätter ihre definitive Größe und Struktur erhalten; die Eier treten darauf aus den (vor der Häutung offenen und auch danach offen bleibenden) Oviduktmündungen in den von den Brutblättern umschlossenen Brutraum; hierin entwickeln sich die Embryonen, ernährt von den Stoffen, die aus dem in den Brutblättern reichlich zirkulierenden Blut durch das Integument der medianen Blattwand in das den Brutraum erfüllende Fruchtwasser filtrieren. — Abweichungen von dieser Norm wurden in folgenden Fällen beobachtet. Bei Sphaeroma halten die Brutblätter die aus den Ovidukten quellenden Eier zwar zunächst fest, aber sie sind zu klein, um einen Brutraum zu bilden; vielmehr treten die Eier alsbald in Marsupien („Brutsäckchen") ein, d. h. zweizipflige Blindschläuche, die bei den reifenden Weibchen als Einstülpungen des Integumentes an den Grenzen zwischen dem 3.—7. Thoracomer zu beiden Seiten des Bauchstranges entstehen und sich dorsad in die Leibeshöhle zwischen die anderen Organe drängen; in diesen 8 Marsupien entwickeln sich die Embryonen, indem sie aus dem Blut der Mutter diosmotisch Nahrung aufnehmen, und verlassen sie durch dieselbe Oeffnung, durch die die Eier eingetreten sind. Nach dem Austritt der Eier aus den Ovidukten schrumpfen die Ovarien, die Rec. sem. bilden sich zurück, und die Ovidukte verstopfen sich durch einen (? Chitin-) Griffel, der an die Cuticula des Mündungsrandes anschließt. — Eine derartige Verstopfung der Oviduktmündungen tritt nun auch bei den Oniscoidea auf, aber auffälligerweise bei der zwischen Begattung und Eiablage fallenden Häutung, so daß die Eier nicht durch die Oviduktmündungen in den Brutraum gelangen können. Vielmehr sollen die Ovidukte zerreißen und die Eier in die Leibeshöhle treten, aus der sie durch einen medianen Querspalt der Körperhaut zwischen dem 6. und 7. Thoracomer in den Brutraum entleert werden; nachdem eine Brut den Brutraum verlassen, soll durch denselben Spalt ein zweites Gelege in den Brutraum eintreten, nach dessen Ausschlüpfen alle weiblichen



284



285

Fig. 284 weiblicher, Fig. 285 männlicher Genitalapparat vom **Asellus aquaticus** (nach G. O. SARS). *od* Ovidukt, *ov* Ovar, *pl* 1. und 2. Pleopodienpaar, *t* Hodenlappen, *vd* Vas deferens.

Organe durch eine Häutung so wieder hergestellt werden, wie sie vor der Begattung waren. Für die diosmotische Ernährung der Embryonen im Brutraum der Oniscoidea dienen 4 Paar Schläuche („Cotyledonen"), die sich bei der auf die Begattung folgenden Häutung aus dem Integument des 3.—6. Thoracomers in den Brutraum vorstülpen. — Die Embryonen der Gnathiidae (deren ♀ keine Brutblätter haben) sollen sich in der Leibeshöhle auf Kosten der Eingeweide des Muttertieres entwickeln; sie werden durch Platzen des ventralen Integumentes an den Grenzen der Thoraxsegmente frei, worauf das ♀ alsbald zugrunde geht. — Bei allen Epicarida treten die Eier durch die beiden Oviduktmündungen in den Brutraum; dieser wird bei den Bopyridae von Brutblättern gebildet, und jedes ♀ produziert mehrere Bruten. Der Brutraum der Cryptoniscidae aber bildet sich durch Einwucherung des ventralen Integumentes, und die ♀ haben nur eine Brut, während deren Entwickelung sie zu einem bloßen Schutzdeckel für die Embryonen verkümmern, der nach dem Ausschwärmen der Jungen vom Wirth bei der Häutung abgeworfen wird.

Amphipoda (Claus 1879, 1887a, Nebeski 1880, Mayer 1882, Della Valle 1893, Garbowski 1896, Vester 1900, Vosseler 1901, Boulenger 1908). Die paarigen, schlauch- oder birnförmigen Ovare beginnen vorne im 2. oder 3. (bei Caprellidae im 4.) Thoracomer und reichen bei Gammaroidea und Scinidae caudad über das 6. Thoracomer hinaus, so daß hier die Ovidukte in diesem Segment von der lateroventralen Seite der Ovarien abgehen, während die kürzeren Ovare der übrigen Hyperoidea und der Caprellidae sich caudad in die Ovidukte fortsetzen. Das Keimlager ist ein dorsomediales Band; die reifenden Eier liegen meist in 1, selten 2—3 Reihen. Bei vielen Hyperoidea haben die Ovidukte kurz vor der Mündung eine Erweiterung, die aber nicht als Rec. seminis dient. Die Mündungen liegen medial vom Ansatz der Brutplatten des 6. Thoracomers, bei den Caprellidae enge beieinander. Die Eier treten durch die Oviduktmündungen in den von den Brutblättern gebildeten Brutraum, der bei den Phronimidae dadurch sehr vergrößert sein kann, daß das ventrale Integument sich zu beiden Seiten des Darms dorsad in den Thorax einstülpt. — Die ebenfalls paarigen, ellipsoidischen oder spindelförmigen Testes liegen bei vielen Gammaroidea im 3.—6. Thoracomer, reichen aber rostrad bei vielen anderen Amphipoda kaum über das 6. Thoracomer hinaus; sie gehen caudad in die Vasa deferentia aus, die sich in größerer oder geringerer Entfernung von den Testes zu einem Sammelbehälter für die fertigen Spermien erweitern und am 8. Thoracomer nahe der Mediane, aber getrennt, auf 2 (öfters zu einer vereinigten) Papillen münden. — Bei den Gammaroidea häutet sich das ♀ vor jeder Begattung, nachdem die schon vorher ausgeschlüpften Jungen den Brutraum verlassen haben; dann treten die Eier aus den Ovidukten aus, wobei sie die Hypodermis, die die Oeffnungen überzieht, zerreißen, werden im Brutraum befruchtet und von dem mit ihnen ausgetretenen Kitt (den das Oviduktepithel sezerniert) zu 2 Ballen verklebt; die zerrissene Hypodermis verheilt und erzeugt eine Chitinmembran, die die Ovidukte bis zur nächsten Häutung verschließt; der Kitt lößt sich bald auf und verschwindet.

Anomostraca (Smith 1909). Ovare und Testes sind paarig und reichen aus der vorderen Thoraxregion bis ans Ende des Pleon. Das Ovar bildet jederseits einen Schlauch, dessen mediale Seite eine Reihe von Divertikeln trägt; diese sind mit jungen Eizellen gefüllt, während im Schlauch selbst eine Reihe reifender Eier liegt und das Epithel der

Lateralwand Dotter für die Eier produziert. Die einfachen Ovidukte gehen laterad im 6. Thoracomer ab, haben keine Anhangsdrüsen und münden an der Medialseite der Coxalia des 6. Thoracopods. An der Bauchfläche des 8. Thoracomers findet sich eine mediane Begattungsöffnung, die in ein gegabeltes, mit Chitin ausgekleidetes Rohr (Rec. seminis) führt, in das die Spermien aus den Spermatophoren eintreten. Die Befruchtung findet vermutlich in den Ovidukten statt, wohin die Spermien mit Hilfe von Borsten an den Coxalenditen gelangen, die nur den 3 letzten Thoracopodien der ♀ eignen. Das ♀ legt die Eier einzeln an geschützte Orte ab. — Die Testes bilden jederseits ein dünnes, geschlängeltes Rohr; sein Vorderende biegt caudad in das weitere Vas deferens um, das sich vorn im Pleon wieder rostrad wendet und an der Basis des 8. Thoracopods mündet; in den Vasa deferentia bilden sich Spermatophoren, die das ♂ mit Hilfe der eigentümlich geformten Endopodite des 1. und 2. Pleopods in die Begattungsöffnung des ♀ schiebt, von der sie nach Entleerung bald abfallen.

Sympoda (Burmester 1883, Blanc 1885, Sars 1899—1900). In den freien Thoraxsegmenten liegen dorsal und lateral vom Darm 2 mit Eiern gefüllte Säcke; es ist strittig, ob die Eier aus einem die Säcke auskleidenden Keimsyncytium stammen, oder ob das Keimlager als mediane Brücke die beiden Säcke (im 5. Thoracomer) verbindet. Ovidukte wurden nicht gefunden; die reifen Eier sollen die Hülle der Säcke durchbrechen und in die Leibeshöhle treten; es ist ferner zweifelhaft, ob sie zur Weiterentwickelung durch eine im 6. Thoracomer gelegene mediane Geschlechtsöffnung in den Brutraum treten, oder in der Leibeshöhle verbleiben, die jedoch, wenn die Bauchhaut der Thoraxsegmente zur Bildung der Brutblätter birst, mit dem von diesen hergestellten Brutraum in Verbindung tritt, wodurch die Embryonen einen ihrem Wachstum entsprechend sich ausdehnenden Platz finden; das ♀ geht vermutlich nach Produktion der ersten Brut zugrunde. Die Befruchtung soll in der Leibeshöhle stattfinden. — Die männlichen Organe sind durchaus paarig (Fig. 274) und bestehen aus 2 weiten Vasa deferentia, deren hinter dem Cephalothorax gelegene Vorderenden an der Lateralseite je eine Reihe von 4 Hodenfollikeln tragen; der dünnere, ventrad gebogene hintere Abschnitt der Vasa deferentia mündet im 8. Thoracomer auf 2 kurzen Penes.

Schizopoda (Sars 1876, 1885a, Chun 1895—96). Das unpaarige Ovar (Mysis, Fig. 270) liegt vor dem Herzen und öffnet sich jederseits in einen schlauchförmigen Ovidukt, der sich rostrad über das Ovar hinaus verlängert; die beiden Schläuche sind bis ins 6. Thoracomer hinein mit einer Reihe reifender Eier gefüllt und biegen hier ventrad um; sie münden gesondert im 6. Thoracomer. Ort der Befruchtung unbekannt; Entwickelung der Embryonen im Brutraum (Fig. 23). — Die beiden Testes (Mysis, Arachnomysis), ebenfalls vor dem Herzen gelegen, sitzen wie Beeren einer Traube am Vorderteil der Vasa deferentia; sie sind vorne durch ein unpaariges Stück verbunden. Die Vasa deferentia, vorne zur Aufnahme der reifen Spermien erweitert, gehen nahe beieinander caudad, biegen im 8. Thoracomer ventrad um und münden am Ende der Penes, die an der medialen Seite der Coxalia des 8. Thoracopods entspringen.

Dichelopoda (Boas 1883, Sars 1885a, 1898b, Chun 1895—96). Das Ovar besteht aus einem Paar median verschmolzener dicker Säcke, die je nach Füllung mit reifen Eiern bis in die Stirn und ins 1. Pleon-

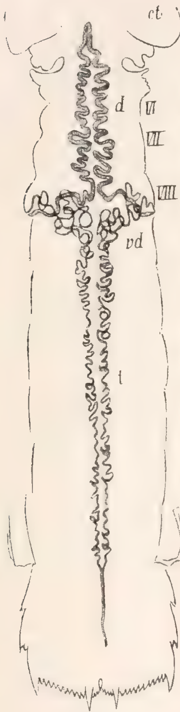
segment reichen können; es läuft caudad oder (Thysanopoda) rostrad in 2 Zipfel aus. Bei Stylocheiron, wo das Ovar sich caudad gabelt, liegt das Keimlager an der Gabelung ventral, und die jungen Eizellen wandern zunächst in die Enden des vorderen und der beiden hinteren Zipfel und nach der Mitte der Dorsalfläche. Die Ovidukte gehen im 6. Thoracomer laterad ab (Fig. 250) und münden in diesem Segment nahe der Mediane; zwischen den Mündungen werden die Spermatophoren angeklebt; Rec. sem. nicht beobachtet und ebenso wenig die Art der Befruchtung (im Wasser?, durch sogenannte Spermatosphären?). Die ♀ von Nyctiphanes, Nematoscelis und Stylocheiron tragen die Eier in einem oder zwei von Kitt zusammengehaltenen und an die hinteren Thoracopodienpaare geklebten Ballen; andere Dichelopoden (z. B. Euphausia) lassen die Eier wahrscheinlich fallen. — Die Testes (bei Stylocheiron paarig, sonst wie es scheint unpaarig) liegen vor dem Herzen und sind gelappt oder bilden Follikeltrauben; sie gehen caudad in die mehrfach gewundenen Vasa deferentia aus, in deren auf die letzte Windung folgendem verdickten Abschnitt je eine flaschenförmige Spermatophore mit starrer Hülle entsteht: die V. deferentia münden in einem medianen Ventralspalt des 8. Thoracomers. Die umgeformten beiden vorderen Pleopodienpaare besorgen wahrscheinlich das Ankleben der Spermatophoren.

Decapoda (Grobben 1878, Ishikawa 1885, 1891, Bumpus 1891, Herrick 1895, Cano 1891 a, Rosenstadt 1896 a, Lönnberg 1898, Williamson 1904, Andrews 1904, 1909 b, Smith 1905, Wollebäk 1909, Spitschakoff 1911). Die Ovare (Fig. 271, 288) liegen mit den Vorderteilen dem Magen an und erstrecken sich rostrad bei Macrura zuweilen und bei Brachyura (wo die Vorderteile sich laterad oder selbst laterocaudad umbiegen) gewöhnlich über den Magen hinaus; sie reichen caudad bei Macrura ins 1. Pleomer hinein, aber selten über das 3. Pleomer hinaus (bei Astacus = Homarus ins 5. Segment, bei Peneus ins Telson), während sie bei Thalassinidae und Paguridae ganz im Pleon, bei den Brachyura dagegen ganz im Cephalothorax liegen. Es sind fast überall einfache, ebenwandige Schläuche; die Ovare von Peneus tragen jedoch 8 laterale Divertikel (entsprechend der Zahl der Thoracomere; am 6. Divertikel gehen die Ovidukte ab), und die von Calappa sind verästelt. Fast überall bestehen mediane Verbindungen zwischen den beiden Ovaren (sie fehlen nur den meisten Paguridae und vielleicht den Thalassinidae): entweder verschmelzen die hinteren Ovarhälften zu einer Masse (Potamobius Fig. 288, manche Pandalus), oder die Hinterenden sind durch eine Brücke verbunden (Inachus, Maja), oder es sind zwischen den Vorderteilen der Ovare eine (viele Eucyphidea, Astacus = Homarus, Brachyura) oder zwei (Crangon, Palaemon) Querbrücken vorhanden; die Ovare von Peneus haben sogar drei unpaarige Stücke: über dem Pylorusmagen, am Vorder- und am Hinterende des Pleon. Das Keimlager ist ein Band, das bei Eucyphidea an der Ventralseite der Ovare und ihrer Querbrücken entlang zieht, sonst aber teilweise oder ganz axial liegt. Die Ovarwand ist muskulös, die Eier reifen in Follikeln. Die Ovidukte gehen lateroventral von den Ovaren ab, nur bei Thalassinidae und Paguridae vom Vorderende, und öffnen sich jederseits in den Coxalia des 6. Thoracopods, bei den meisten Brachyura jedoch medial davon im Sternum. Bei Macrura, Thalassinidae, Paguridae sind sie einfach und meist kurz; die Ovidukte der Brachyura aber bilden je ein (bei den Portunidae doppeltes) Divertikel, das die aus den Penes austretenden und mit Hilfe der vor-

deren Pleopodien eingeführten Spermatophoren aufnimmt (Fig. 271); bei Dromia bildet es sich immer erst durch die Füllung mit Sperma. Die Macrura und Anomura, deren ♂ der Penes am letzten Thoracopod entbehren, haben entweder keine Receptacula (dann wird das alsbald erstarrende Sperma über das Thoracalsternum der ♀ ergossen, oder die Spermatophoren werden an dies Sternum oder, wie bei Pagurus, in den am Pleon des ♀ hangenden Laich geklebt), oder sie besitzen ein medianes (Astacus = Homarus, Cambarus) oder gegabeltes (Polycheles) oder paariges (Peneidae) Receptaculum (als Annulus ventralis oder Thelycum bezeichnet) am hinteren Ende des Längskieles des Thoraxsternums, in das das ♂ die Spermatophoren drückt. Alle Receptacula sind Einstülpungen des Integumentes des Segments oder des sehr kurzen ektodermalen Abschnittes der Ovidukte. — Die Befruchtung kann bei den Macrura erst nach dem Austritt der Eier statthaben. Die Peneidae lassen die Eier fallen; bei allen anderen Decapoden werden sie an die Borsten der Pleopodien (nie des 6.), bei den Eucyphidea auch an die der Pleomere selbst geklebt, und bei Paguristes überdeckt die angeklebten Eier eine asymmetrische Falte der Pleonhaut. Zum Ankleben dient ein Kitt, der die Eier zugleich mit einer Hülle versieht und der von Hautdrüsen sezerniert wird; diese Kittdrüsen liegen bei den meisten Macrura, bei Galatheidae und Hippidae in der Medialwand der Pleonepimere und in der Ventralwand des 6. Pleopods, bei Thalassinidae und Stenopus in den Pleopodien, bei Paguridae in der Pleonwand selbst, bei Crangon in der Nähe der Legeöffnungen, bei Brachyura (außer Dromia) in der Wand des Receptaculum. Der Begattung geht unmittelbar eine Häutung beider Tiere oder wenigstens des ♀ voraus.

Die Vorderenden der Testes (Fig. 228, 273, 289) reichen bei den Macrura bis an den Kaumagen, an dessen Seiten sie sich anlegen können; bei Galatheidae und mehr noch bei Brachyura (Dromia ausgenommen) sind sie rostrad verlängert, biegen laterad um und ziehen am Stirnrande entlang; caudad reichen die Hoden selten über den Cephalothorax hinaus, nur bei manchen Macrura ins 1. oder 2. Pleonsegment und bei Gebia bis ins Telson. Abweichend von allen anderen Decapoden haben die Paguridae ihre meistens asymmetrischen Hoden ganz im Pleon. Die beiden Hodenschläuche sind durch ein oder zwei unpaarige Stücke verbunden (die nur den Paguridae fehlen), bei Galatheidae und Brachyura durch eine Querbrücke an den Uebergangsstellen zu den Vasa deferentia; bei den meisten Macrura liegt diese Brücke weiter vorn, manchmal die vorderen Spitzen der Schläuche durch einen Bogen vereinigend (Palaemon, Gebia, Calliaxis), und durch eine zweite, kurz darauf folgende Brücke verdoppelt (Palaemon); doch können auch bei Macrura die hinteren Schlauchenden verbunden sein, wobei entweder nur diese Verbindung besteht (Potamobius, manche Pandalus; die hinteren Schlauchhälften sind zu einer Masse verschmolzen), oder außerdem noch eine vordere Brücke vorhanden ist (Gebia, manche Pandalus). Das Keimepithel der Hodenwand (bei den Alpheidae an der medialen Seite liegend) erstreckt sich oft, aber nicht immer, auch durch das unpaarige Stück. Die Hoden sind selten gerade, glatte Schläuche; meistens sind sie mehr oder minder mit Divertikeln bedeckt, öfters auch gewunden und bei Potamobius zudem verzweigt. Die Vasa deferentia gehen meistens vom Hinterende der Hoden, nur bei den Macrura von ihrer lateralen Seite ab. Sie bestehen aus drei, zuweilen nur undeutlich (Eucyphidea) abgegrenzten Teilen: Zuleitungsrohr, drüsiger Abschnitt und Ductus ejaculatorius; die ersten

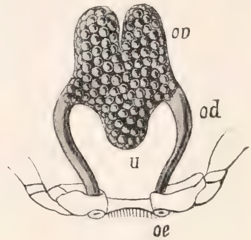
beiden Abschnitte sind selten fast gerade (Alpheus, Astacus = Homarus, Calliaxis), meist vielfach gewunden. Der drüsige Abschnitt bildet bei vielen Brachyura verzweigte Divertikel (bei Maja kompakte Drüsenmassen); diese Anhangsdrüsen fehlen fast allen Macrura. Das Sekret der V. deferentia, besonders des drüsigen Teils, stellt die Hülle der ellipsoidischen oder kugligen Spermatophoren her; entweder wird die



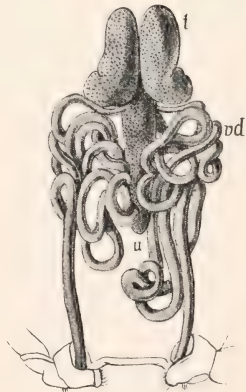
286



287



288



289

Fig. 286 männliche, Fig. 287 weibliche Genitalorgane von **Squilla mantis** (nach Grobben). — Fig. 288 weibliche, Fig. 289 männliche Genitalorgane von **Potamobius** (nach Huxley). *ct* Hinterende des Rückenschildes, *d* Anhangsdrüse, *od* Ovidukt, *oe* Oviduktmündung, *ov* Ovar, *rs* Recept. seminis, *t* Hoden, *u* unpaariger Teil von Ovar und Hoden, *vd* Vas deferens. *VI, VII, VIII* die drei hintersten Thoraxsegmente.

Spermamasse im ganzen eingehüllt (Macrura) oder in mehrere Spermatophoren abgeteilt (Anomura, Brachyura); manche Macrura bilden keine Spermatophoren. Die Mündungen der V. deferentia liegen in den Coxalia oder in der Rumpfgelenkhaut des 8. Thoracopods, bei Macrura meist nur auf Wülsten, bei Peneus und den Brachyura auf Penes. Die Umbildung

des 1. oder 1. und 2. Pleopods zu Hilfsorganen der Kopulation zeigt sehr verschiedene Abstufungen.

In mehrfacher Hinsicht abweichend verhalten sich die Sexualorgane von Lucifer: Testis und Ovare liegen ventral vom Darm, Testis und weibliche Oeffnung sind unpaarig, die Ovare ganz ins Pleon gerückt, das sie von vorn bis hinten durchziehen; der unpaarige, ventrale Hoden entwickelt sich indessen aus durchaus paarigen, laterodorsalen Anlagen. Die Ovidukte, die von den Vorderenden der vollkommen paarigen Ovare abgehen, erweitern sich zu je einem Rec. seminis, und die beiden Receptacula münden in einen medianen (schon unpaarig angelegten) Spalt zwischen den Protopoditen des 6. Thoracopodienpaares; den Rec. seminis liegt eine Drüsenmasse an, deren Sekret die Eier in einem lockeren Ballen an diese Beine klebt. Der lateral gelappte Hoden beginnt hinter dem 2. Thoracopod und gabelt sich im 1. Pleomer in die beiden Vasa deferentia; ihre 3 Abschnitte sind scharf geschieden, und der mittlere ist mit akzessorischen Drüsen zur Herstellung der Spermatophoren ausgestattet.

Ueberzählige Genitalöffnungen kommen relativ häufig bei Astacidae vor (Benham 1891, Marshall 1902, Ridewood 1909). Außer den schon erwähnten von Parastacus wurden sie beobachtet bei Nephrops ♂ an den Coxalia des 7., 6. und sogar des 5. Thoracopods, und bei Potamobius ♀, in einem Fall auch bei Astacus (= Homarus) ♀, an einem oder beiden Coxalia des 7. und 8. Thoracopods; andererseits fehlte zuweilen eine der beiden normalen Oeffnungen. In die überzähligen Oeffnungen der ♀ von Astacus (= Homarus) und oft auch der ♀ von Potamobius mündet je ein Ast der Ovidukte; den überzähligen Oeffnungen der ♂ von Nephrops wachsen zwar Aeste der V. deferentia entgegen, erreichen sie aber nicht.

Stomatopoda (Grobben 1876, Giesbrecht 1910). Ovare (Fig. 287) und Hoden (Fig. 286) haben einen unpaarigen, im Telson gelegenen Abschnitt, der sich an der Vordergrenze des Telsons in 2 rostrade Schenkel gabelt; im unpaarigen Teil der Hoden und den anstoßenden Schenkelstücken bedeckt das Keimlager ringsum die Schlauchwand; die Lage des Eikeimlagers ist nicht bekannt. Die beiden Schenkel des Ovars, deren Dicke von der Füllung abhängt, platten sich in der Mediane gegeneinander ab, während sie lateral in jedem Segment einen Lappen bilden, und reichen rostrad bis an den Magensack; von den Lappen im 6. Thoracomer geht jederseits ein enger Ovidukt ab; die Ovidukte münden in diesem Segment in die lateralen Ecken des medianen Querspaltes, der ins sackförmige Rec. seminis führt. Die Eier werden beim Austritt aus den Ovidukten befruchtet und in Form eines scheibenförmigen Laiches abgelegt, der vom ♀ bis zum Ausschlüpfen der Jungen gepflegt wird; den Laichkitt liefern Massen einzelliger Drüsen, die an den Sterna des 6.—8. Thoracomers ausmünden. Der Hoden und seine rostrad allmählich in die Vasa deferentia übergehenden Schenkel sind dünne Rohre, die, sich immer stärker schlängelnd, im letzten Thoracomer zu den Penes ziehen und an deren Ende münden. Hier mündet noch ein zweites, doppelt so dickes Rohr, das vom hinteren Teil des Cephalothorax, wo es mit dem Rohr der Gegenseite zu einem unpaarigen Stück verschmilzt, herkommt und vielfach geschlängelt caudad zieht; dies Rohr ist eine Anhangsdrüse von unbekannter Funktion; seine Muskulatur ist kräftiger als die der V. deferentia. Wie die Spermien durch die Penes ins Rec. seminis des ♀ gelangen, ist unbekannt; Hilfsorgane der Begattung sind die Endopodite des 1. Pleopods.

XI. Ontogenie.

In den vorhergehenden Abschnitten wurden nicht bloß die Organe der erwachsenen Tiere behandelt, sondern auch deren Ontogenese so weit herangezogen, wie es für das morphologische Verständnis nötig schien. Es würde daher für den vorliegenden Abschnitt noch eine vergleichende Uebersicht über den Gang der Ontogenese in den einzelnen Krebsgruppen und eine Darstellung der der Organbildung vorangehenden Entwickelungsvorgänge (Furchung, Keimblattbildung) zu geben übrig bleiben. Indessen beschränken wir uns hier auf jene Uebersicht, indem wir für die übrigen Kapitel der Crustaceen-Ontogenie auf das seither erschienene Lehrbuch von Korschelt & Heider (1. und 2. Aufl.) verweisen.

Die relative Dauer der beiden Hauptphasen der Ontogenese, der embryonalen und der metembryonalen, mit anderen Worten, die Entwickelungsstufe, auf der der Crustaceen-Embryo die Eihüllen verläßt und zur Larve wird, ist sehr verschieden. Zuweilen beginnt das Larvenleben auf einer sehr niedrigen Stufe und setzt sich durch viele Stadien, jedes vom vorhergehenden durch eine Häutung getrennt, fort, so daß sich eine lange und ausführliche Metamorphose ergibt, und zuweilen kriecht der junge Krebs in einer der adulten ganz ähnlichen Gestalt aus dem Ei, so daß die Metamorphose wegfällt und die Entwickelung direkt ist. Auf einer frühen Stufe schlüpfen die Larven der Phyllopoden, Ostracoden, Cirripedien, Copepoden, Dichelopoden und einiger Decapoden, auf einer mittleren die der Stomatopoden und der meisten Decapoden aus, während die meisten Cladoceren, die Branchiuren, Leptostraken, Arthrostraken, Sympoden, Schizopoden und manche Decapoden eine direkte Entwickelung haben. Man sieht, daß innerhalb der meisten Unterordnungen die ausschlüpfenden Larven auf ungefähr der gleichen Entwickelungsstufe stehen; eine Ausnahme machen, außer einigen Cladoceren und Cirripedien, besonders die Decapoden, die in der primitivsten Larvenform ausschlüpfen und sich auch ganz ohne Metamorphose entwickeln können. In vielen Fällen steht die Länge der Metamorphose nahe verwandter Arten in umgekehrtem Verhältnis zu dem Salzgehalt des Wassers, in dem sie leben (wie bei Palaemonetes, Potamobius, Potamon etc.); doch wird die Metamorphose durch den Einfluß des Süßwassers nicht immer abgekürzt, und andererseits kann sie es auch durch andere Faktoren werden, wie den Aufenthalt in großer Tiefe. Meist sind diese abkürzenden Faktoren unbekannt; Anpassung an terrestrische Lebensweise gehört jedoch nicht dazu.

Unter den Crustaceen sind die Arten mit holoblastischen Eiern und totaler (öfters äqualer, nicht selten auch inäqualer) Furchung in der Minderzahl und gehören meist den Entomostraken an (Phyllopoda anostraca, Cirripedia, einzelne Cladoceren, verschiedene parasitische und, minder typisch, auch freie Copepoden), während die dotterreichen Eier der Leptostraken und Malacostraken (ausgenommen Euphausia, Lucifer, Hemioniscus) entweder mit totaler (bei Amphipoden inäqualer), in superficielle übergehender Furchung beginnen oder (meistens) sich rein superficiell furchen und unter Bildung einer ventralen Keimscheibe sich weiter entwickeln. Das Entoderm entsteht in der Nähe des zukünftigen Afters aus einer Einwucherung, seltener Einstülpung; das Mesoderm, das sich in holoblastischen Eiern

auf 2 Urzellen zurückführen läßt, hat sonst überall einen vielzelligen Ursprung am Rande des Blastoporus und vermehrt sich meist regellos: doch ordnen sich bei Arthrostraken und Schizopoden seine Zellen und die des Ektoderms in der postoralen Region zu Streifen an, und der Keimstreif verlängert sich durch teleblastisches Wachstum.

Nach dem Ausschlüpfen aus den Eihüllen, meistens sofort danach, führen alle Krebslarven eine pelagische Lebensweise, wodurch auch solchen Arten, die im erwachsenen Zustande keine weiten Wanderungen machen, und besonders auch festsitzenden und parasitischen Arten, die Gelegenheit zu weiter Verbreitung gegeben wird; pelagische Larven fehlen nur den Arten mit direkter oder nahezu direkter Entwickelung. Auf die Anpassung der Krebslarven an pelagisches Leben sind manche ihrer Eigentümlichkeiten zurückzuführen und als cänogenetische Merkmale aufzufassen, die während dieses Lebens und unter seinem Einfluß erworben wurden. Zu solchen Merkmalen sind besonders alle Vorrichtungen zu rechnen, die den Larven das Schweben im Wasser erleichtern und ihre Lokomotion fördern und regulieren, also die beträchtliche Ausdehnung des Rückenschildes, die Länge und Stellung der Schildstacheln, die Form des Telsons, die Ausstattung mancher Gliedmaßen mit langen Fiederborsten etc. Zu diesen cänogenetischen Larvenmerkmalen gehört auch das vorzeitige Erscheinen des hintersten Pleopodien-(Uropodien-)Paares bei Dichelopoden und Decapoden; denn das Uropod ist für Larven, deren Lokomotionsorgane am Vorderteil des gestreckten Leibes angebracht sind, ein unentbehrliches Steuerorgan; daher erscheint es, obwohl es sich der normalen Reihenfolge gemäß zuletzt entwickeln müßte, meistens vorzeitig und um so vorzeitiger, auf einer je jüngeren Stufe die Larve frei geworden ist: bei den Dichelopoden früher als das 2. Thoracopod, bei den Peneiden mit dem 3. Thoracopod, bei den Sergestiden wenig später, bei den Eucyphidea mit den hinteren Thoracopodien, und erst bei manchen Anomuren und Brachyuren nicht mehr früher als die anderen Pleopodien und bei den Astaciden später als diese.

Wenn wir eine mit einer niedrigen Entwickelungsstufe beginnende und durch eine Reihe von Stadien in gleichmäßiger Kontinuität fortschreitende Metamorphose als primär voraussetzen, und mit ihr die Metamorphosen der Krebse, wie sie tatsächlich ablaufen, vergleichen, so zeigen sich an diesen sowohl Kürzungen im Beginn als Unterbrechungen im Ablauf. Beide Erscheinungen haben die gleiche Ursache: es sind Stadien ausgefallen oder vielmehr in das je vorangehende Stadium verlegt worden. Beginnt eine Larvenreihe mit einem vorgerückteren Stadium als eine andere, so ist anzunehmen, daß ihre Anfangsstadien in die embryonale Entwickelungsphase verlegt sind: finden wir die Kontinuität der Metamorphose zwischen zwei aufeinander folgenden Stadien durch einen ungewöhnlich großen Entwickelungsfortschritt unterbrochen, so ist zu schließen, daß hier einst Stadien vorhanden waren, zwischen denen die Häutungen ausfielen und deren Fortschritte sich in dem vorangehenden Stadium akkumulierten, um nun bei dessen Häutung plötzlich zutage zu treten. In beiden Fällen wird die Metamorphose verkürzt, und im zweiten Fall die kontinuierliche Metamorphose in eine sprunghafte verwandelt. Solche Sprünge ergeben nun eine natürliche Gliederung der Metamorphose in Perioden, die um so schärfer gegeneinander abgegrenzt sind, je beträchtlicher der Sprung ist. Fast immer ist die Grenze scharf, wenn

die Larven aus der pelagischen Lebensweise zu einer litoralen oder sessilen übergehen wollen, doch kann ein Sprung in der Metamorphose auch ohne merkliche Aenderung der Lebensweise vorkommen.

Die wichtigsten Perioden der Metamorphose sind die Nauplius- und die Zoea-Periode, zu denen in einzelnen Krebsgruppen noch die Cypris-, Protozoea-, Mysis-, Metazoea-, Megalopa-Perioden kommen, und auf diese larvalen Perioden folgen Stadien, in denen der junge Krebs seinen Bau nur noch wenig, d. h. durch Wachstum, Differenzierung von Einzelheiten und besonders durch Ausbildung der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale ändert; diese postlarvalen, aber noch nicht adulten Stadien nennen wir je nach der Unterordnung: Copepodide, Decapodide etc. Die Perioden gehen bei den Phyllopoden, Ostracoden, und Dichelopoden sehr kontinuierlich ineinander über, und auch bei Decapoden und Stomatopoden zeigen sich schärfere Einschnitte nur zwischen oder hinter den larvalen Endstadien, während bei Copepoden hinter der Nauplius-, und besonders bei den Cirripedien hinter dieser und zuweilen auch hinter der Cypris-Periode die Kontinuität jäh unterbrochen ist.

Wir wollen nun die genannten Perioden der Metamorphose charakterisieren.

Die für die Crustaceen typische Larve ist die des jüngsten Stadiums: der Nauplius (Fig. 298, 335, 341). Es sind Phyllopoden, Ostracoden, Cirripedien, Copepoden, Dichelopoden und Decapoden, die schon in einem Stadium der Nauplius-Periode das Ei verlassen. Da diese Unterordnungen sowohl zu den Entomostraken wie zu den Thoracostraken gehören, muß der Nauplius bereits eine Entwickelungsform der Protostraken gewesen sein, und so darf man auch bei Krebsen mit abgekürzter Metamorphose das Dreigliedmaßenstadium, das sich zudem öfters durch eine Häutung markiert, als embryonales Naupliusstadium auffassen.

Die jüngsten Stadien der Naupliusperiode, die wir in ihrer typischen Gestalt bei Copepoden, Cirripedien (Fig. 297, 298, 302), Dichelopoden (Fig. 335) und Peneiden (Fig. 341) antreffen, haben einen nicht segmentierten, gewöhnlich eiförmigen Leib und 3 Paar Podien (die sogenannten Naupliusgliedmaßen), die mit Schwimmborsten besetzt sind und als Ruderorgane dienen; das 1. Paar, die künftigen Antennulen, bestehen nur aus einer Gliedreihe (oder sind auch ungegliederte Stäbchen); das 2. und meistens auch das 3. Paar, die Antennen und Mandibeln, sind Spaltbeine: die Antennen sitzen neben dem oft von einem sehr großen Epistom (Fig. 293) überragten Munde, an den die Kieferhaken ihres Protopodites heranreichen; die Mandibeln sitzen hinter dem Munde, haben zuweilen auch Kieferhaken, entbehren aber zunächst noch der Kaulade: der Rückenschild ist selten (Cirripedia) schon ausgebildet; zu beiden Seiten des oft noch geschlossenen Afters sitzt eine sogenannte Furcalborste. Außer einem Paar einfachen Frontalorganen ist noch ganz besonders das nie fehlende und oft große Becherauge für den Nauplius charakteristisch.

In den späteren Stadien der Naupliusperiode, den Metanauplius-Stadien (Fig. 290, 299, 311, 337), behält die Larve den Habitus des Nauplius und seiner 3 Podienpaare im ganzen bei, aber ihr Leib beginnt sich zu strecken, ihre Rumpfsegmente sich in rostro-caudader

Reihenfolge abzuschnüren und die Podien daran hervorzusprossen: auch erhalten die Mandibeln die Coxallade.

Mit dem Eintritt in die folgende Periode beginnt die Metamorphose der Entomostraken und Thoracostraken besondere Wege einzuschlagen. Am primitivsten verläuft sie bei den Phyllopoden (Fig. 290—295), deren Naupliusperiode durch eine Menge von Stadien in die Phyllopodide übergeht: entsprechend verhalten sich bei viel geringerer Stadienzahl auch die Ostracoden. Bei den Cirripedien folgt auf die Naupliusperiode nur noch ein larvales (Fig. 300) und ein diesem zunächst ähnliches, allmählich ins Cirripedid übergehendes Puppenstadium (Fig. 301), von jener Periode durch einen plötzlich zutage tretenden Gestaltwechsel getrennt. Den Copepoden fehlen hinter der Naupliusperiode larvale Stadien völlig: der letzte Metanauplius verwandelt sich direkt in das 1. Copepodidstadium (Fig. 312). — Dagegen treten die Dicheloporden, Peneiden und Lucifer nach Absolvierung der Naupliusperiode in eine Periode, in der sich die den Thoracostraken eigentümliche Larvenform, die Zoea, vorbereitet: in die Protozoeaperiode (Fig. 342, 343): andere Sergestiden, deren Naupliusperiode embryonal ist, schlüpfen als Protozoea und viele andere Decapoden mit embryonaler Protozoea als fertige Zoea aus.

Die Merkmale der Zoea-Stadien, zunächst der typischen Form, der Decapodenzoea entnommen (Fig. 344, 346, 348), sind: der Körperstamm ist in einen dickeren, vom Rückenschilde bedeckten Cephalothorax und ein gestrecktes Pleon abgeteilt; der Rückenschild ist breitrandig und mehr oder minder mit Stacheln besetzt; das Pleon ist in ausgiebig gegeneinander bewegliche Segmente gegliedert (nur das 6. Pleomer ist noch nicht frei), während die Segmente des Thorax kurz und voneinander und vom Kopf undeutlich oder gar nicht gesondert sind; die Stiele der Komplexaugen haben sich vom Kopfe meistens schon abgelöst oder sind im Begriff es zu tun; außer den Cephalopodien sind meistens die 2, seltener die 3 vordersten Thoracopodienpaare (also im ganzen gewöhnlich 7 Podienpaare) entwickelt und funktionieren als Ruderorgane; die folgenden Thoracopodienpaare entwickeln sich nacheinander in rostro-caudader Folge, während die Knospen der Pleopodien des 1.—5. Paares alle auf einmal zu erscheinen pflegen: früher als diese, und zwar gleichzeitig mit den hintersten Thoracopodienpaaren erscheint das Uropodienpaar an dem vom Analsegment noch nicht abgeschnürten 6. Pleomer.

Die Zoea ist darum die eigentümliche Thoracostrakenlarve, die weder bei Entomostraken noch bei Arthrostraken vorkommen kann, weil sie bereits das unterscheidende Merkmal der adulten Thoracostraken aufweist: die Zusammendrängung der Thoraxsegmente und ihre Verschmelzung untereinander und gewöhnlich auch mit dem Rückenschild. Wenn auch nicht so ausschließlich den Thoracostraken eigen, aber wohl als zweites Hauptmerkmal der Zoëen zu nennen, sind die gestielten Komplexaugen.

Die Entwickelung des Thoracostraken-Thorax aus einem sich zunächst normal segmentierenden Rumpfabschnitt zu einem relativ kurzen und unsegmentierten Stück läßt sich nun bei den genannten Decapoden mit freier Protozoeaperiode (wie auch bei Dichelopoden und Stomatopoden) verfolgen. In der Protozoea-Periode (Fig. 342, 343), die mit dem Stadium beginnt, in dem der Metanauplius sein Mandibelspaltbein verloren hat, zeigt die Larve zwar schon die Teilung des Körperstammes

in einen breiten schildbedeckten Vorderleib und einen gestreckten Hinterleib; aber die Grenze zwischen beiden Abschnitten liegt noch weiter vorn als später: denn das Vorderende des Hinterleibes besteht aus den kurzen Thoraxsegmenten, die sich abschnüren und alsdann mit dem Cephalothorax verschmelzen, bis die allen Malacostraken zukommende Abgrenzung zwischen Thorax und Pleon erreicht ist; nach den Thoraxsegmenten gliedern sich auch die 5 vorderen Pleonsegmente ab. Die Augen der Protozoea sind noch nicht gestielt und die Gliedmaßen noch einfacher gebaut als bei der Zoea; die vorderen beiden, als Knospen vom Metanauplius her überkommenen Thoracopodienpaare bilden sich allmählich zu Ruderorganen aus.

Die Verschmelzung der sich vom Vorderende des Hinterleibes abschnürenden Thoraxsegmente mit dem Cephalothorax, die man während der in freien Stadien verlaufenden Protozoeaperiode beobachten kann, macht nun auch den Rumpf der als Zoea aus dem Ei schlüpfenden Larven, nämlich den Mangel an Segmentierung ihres Thorax bei vorgeschrittener Segmentierung des Pleons, dahin verständlich, daß die Periode der Entstehung und Wiederverschmelzung der Thoraxsegmente in die embryonale Phase verlegt und cänogenetisch unterdrückt wurde.

Indem nun die Zahl der Thoracopodienpaare durch Nachwachsen der Peräopodien sich allmählich vervollständigt und diese sich dabei zunächst zu Spaltbeinen ausbilden, tritt die Larve in die folgende, die Mysis- (oder Schizopod-)Periode ein, die ihren Namen eben von der Spaltbeinform der als Ruderorgane dienenden Thoracopodien führt (Fig. 345, 347). In dieser Periode sprossen auch die vorderen 5 Pleopodienpaare, gewöhnlich gleichzeitig, hervor. Indessen wird die Mysisperiode nur von macruren Decapoden und in typischer Form nur von wenigen unter ihnen durchgemacht. Denn neben Arten, deren sämtliche Thoracopodien die typische Spaltbeinform annehmen, gibt es andere, bei denen dies nur für einen Teil der Thoracopodien geschieht, oder an deren Thoracopodien das Exopodit klein bleibt, während das Endopodit sich mehr oder minder direkt entwickelt, und noch andere, deren sämtliche Peräopodien sich direkt zum definitiven Stabbein ausbilden. Diese direkte Entwickelung der Peräopodien findet bei fast allen Anomuren und Brachyuren statt, bei denen daher die auf die Zoeaperiode folgende Periode nicht als Mysis-, sondern als Metazoea-Periode bezeichnet wird.

Die Mysis- oder Metazoeaperiode ist die letzte larvale Periode. Der Eintritt in die nun folgende Decapodid-Periode ist besonders dadurch bezeichnet, daß Rückenschild und Telson ihre larvale Form und Bestachelung verlieren, die Exopodite der Thoracopodien (soweit vorhanden) reduziert und die Pleopodien zu funktionierenden Ruderbeinen werden. Dabei pflegt sich der ganze Habitus der Larve stark zu ändern und diese Aenderung tritt meist unvermittelt auf. Zuweilen aber gibt es Uebergangsstadien in die Decapodidperiode, die besondere Namen führen (Mastigopus, Megalopa Fig. 349, etc.).

Wir haben zuletzt die Metamorphose der Thoracostraken, von der Zoeaperiode ab, nur nach Beobachtungen an Decapoden dargestellt. Die der Zoeaperiode entsprechenden Stadien der Dichelopoden und Stomatopoden weisen nun zwar ebenfalls das typische Thoracostrakenmerkmal der Zusammenschiebung der Thoraxsegmente und ihrer Verschmelzung mit dem Cephalothorax (in dem von der Thoraxsegmen-

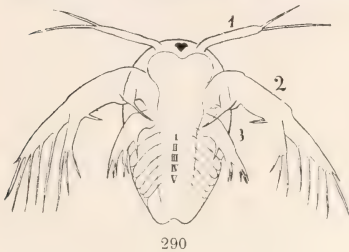
tation der Adulten bedingten Maße) auf, zeigen aber im übrigen Abweichungen von dem Verlauf der Decapoden-Metamorphose.

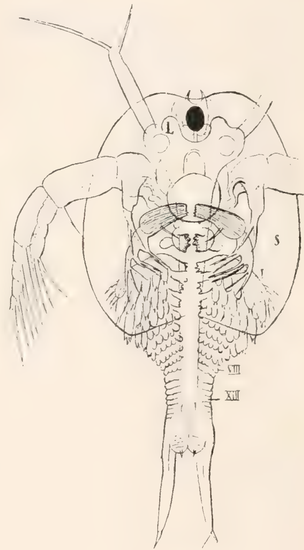
Bei den Dichelopoden (Fig. 338–340) bestehen diese darin, daß die Abgliederung der Stielaugen sich verzögert und die Entwickelung der Thoracopodien (vom 2. Paare an, die Protozoea besitzt nur das 1. Paar) nicht früher als die der vorderen 5 Pleopodienpaare stattfindet, sondern zur selben Zeit oder später. So ist die Dichelopodenlarve während des Ueberganges aus der sogenannten Calyptopis- in die Furciliaperiode, abgesehen von dem noch nicht ausgebildeten 2. Thoracopodienpaar, eine typische Zoea, deren Pleopodien sich dann aber früher zu Ruderbeinen ausbilden, als ihre Thoracopodien die für die Mysisperiode bezeichnende Spaltbeinform erhalten haben.

Die vorzeitige Ausbildung der Pleopodien zu Ruderbeinen (die bei den Decapoden erst beim Uebergang in die Decapodidperiode eintritt) gehört nun auch zu den Eigentümlichkeiten der Stomatopoden-Metamorphose. Davon abgesehen könnte man die ausschlüpfende Larve von Squilla (Fig. 355) oder Gonodactylus als Zoea bezeichnen, deren beide vorderen Thoracopodienpaare (wie bei der Decapodenzoea zunächst die einzigen) aber nicht Ruderspaltbeine sind, sondern bereits die definitive Stabbeinform der Maxillipeden haben. Diese Pseudozoea genannte Larve bildet die übrigen Thoracopodien ebenfalls in direkter Entwickelung aus, während die beim Ausschlüpfen bereits abgegliederten Thoraxsegmente sich nach vorn zusammenschieben und die vorderen 5 davon sich mit dem Cephalothorax vereinigen; das Uropodienpaar erscheint später als die übrigen Pleopodien, von denen die ausschlüpfende Larve 4 oder alle 5 Paare besitzt. Ein anderes Genus, Lysiosquilla, schlüpft aber in einer Larvenform, der Antizoea (Fig. 356), aus, die auf einem primitiveren Stadium steht, ohne jedoch in der Folge etwa die Form einer jungen Pseudozoea anzunehmen. Die junge Antizoea, die durch die typische Spaltbeinform ihrer vorderen 5 Thoracopodienpaare an die Mysisstadien der macruren Decapoden erinnert, hinsichtlich der Segmentation ihres Pleon aber höchstens der Protozoeaperiode angehören würde, also mit keinem Stadium anderer Thoracostraken wirklich in Parallele zu stellen ist, entwickelt sich nun — durch Abgliederung der Pleonsegmente und Hervorwachsen von Ruderbeinen an diesen, durch Umwandlung der spaltästigen Thoracopodien 1—5 in die definitive Form und durch gleichzeitige Zusammenschiebung der zugehörigen Thoraxsegmente, endlich durch Hervorsprossen von Thoracopod 6—8 an den freibleibenden hinteren 3 Thoraxsegmenten — nach einigen Häutungen zu einer Larvenform, die auf der gleichen Entwickelungsstufe steht, welche die Pseudozoea nach ungefähr ebensoviel Häutungen ebenfalls erreicht. Diese als Synzoea bezeichnete Stufe unterscheidet sich von der Metazoea der Decapoden durch die weiter vorgerückte Ausbildung der Pleopodien, sonst aber nur durch Merkmale, die von den Unterschieden zwischen adulten Stomatopoden und Decapoden bedingt sind, wozu auch die Selbständigkeit von Thoraxsegment 6—8 gehört.

Von Eucyphidea und Loricaten werden zuweilen sogenannte Riesenlarven gefunden, von denen man annimmt, daß sie an der normalen Entwickelung zum Decapodid gehindert wurden, sei es durch unbekannte innere Ursachen, sei es durch den Mangel an Gelegenheit, den Aufenthalt in hoher See mit dem am Meeresboden zu vertauschen.

Phyllopoda (Claus 1873, 1876a, 1886, Sars 1896a, b, 1898a). Fig. 290—295. Die Larven schlüpfen aus als Metanauplius, der dem Nauplius nahesteht und nur durch die verschieden weit vorgeschrittenen, als Querwülste erscheinenden Anlagen der vorderen Segmente des ziemlich gestreckten und vom Kopf zuweilen abgeschnürten Rumpfes über ihn hinaus entwickelt ist. Die Metamorphose ist ganz allmählich, die Zahl der Stadien groß; man könnte allenfalls den Verlust des Mandibelbeins verwenden, um eine larvale Periode von einer phyllopodiden abzugrenzen. Von den 3 Paar Naupliuspodien des jüngsten Metanauplius ist die Antenne das größte (die Antennula der Conchostraca ist schon in diesem Stadium





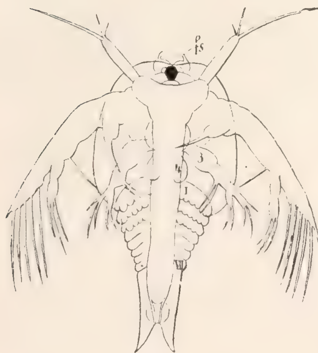


Fig. 290—292. Larven von **Apus** (nach Claus). 290 eben ausgeschlüpfter Metanauplius mit den 3 Naupliusgliedmaßen und den Anlagen der 5 vorderen Rumpfsegmente. 291 zweites Larvenstadium mit der Anlage der vorderen Maxille und 7 Rumpfsegmenten. 292 viertes Stadium mit einer noch größeren Zahl von Rumpfsegmenten. *fs* frontales Sinnesorgan, *L* Darmcoeca, *s* Schale; die römischen Ziffern bezeichnen die Anlagen der Rumpfsegmente, die arabischen die Kopfgliedmaßen.

winzig); Schild oder Schale fehlen noch; After, Nackendrüse, zuweilen (Apus) auch schon die Maxillenniere, sind vorhanden. Segmente und Gliedmaßen erscheinen dann in rostro-caudader Folge, nur die beiden Maxillen etwas verspätet. Die Um- und Rückbildung der Naupliuspodien beginnt bei Apus etwa im 4. Stadium, bei Anostraken erst nach Abgliederung aller Segmente. Früh, zuweilen schon im 2. Stadium, werden

die Anlagen des Schildes oder die der zweilappigen Schale, der Mitteldarmcoeca und beider Nierenpaare, bei Apus auch die Frontalorgane sichtbar, darauf die Komplexaugen und der Vorderteil des dann nach hinten weiter wachsenden Herzens. Die Metanauplien mancher Conchostraken sind durch ihr langes, spitz auslaufendes Epistom ausgezeichnet:

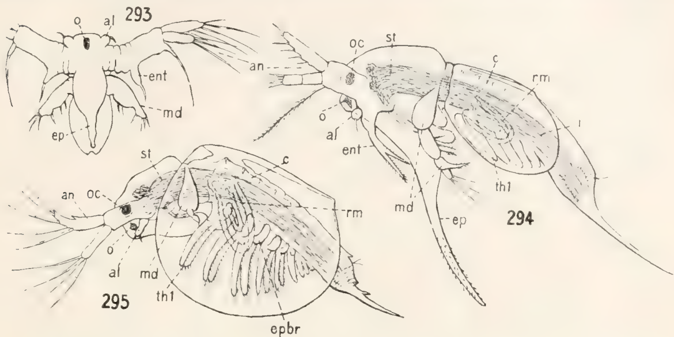


Fig. 293—295. Larven von **Limnadia.** 293 eben ausgeschlüpfter Nauplius, ventral. 294, 295 spätere Stadien, lateral (nach Sars). *al* Antennula, *an* Antenne, *c* Herz, *ent* Kieferfortsatz der Antenne, *ep* Epistom, *epbr* Kiemen, *i* Darm, *md* Mandibel, *o* Becherauge, *oc* Komplexauge, *rm* Maxillenniere, *st* Magen, *th1* 1. Thoracopod.

sobald sie dies verloren und ihre Schale und etwa 6 Thoracopodienpaare erworben haben, zeigen die Conchostrakenlarven große Aehnlichkeit mit Cladoceren. Eine eigentümliche Körperform haben die Metanauplien von Limnetis.

Cladocera (Sars 1873, Samter 1895, 1900, Warren 1901). Die meisten Cladoceren haben keine Metamorphose. Nur die Jungen der Wintereier von Leptodora sind Metanauplien mit wulstförmigen Anlagen der 6 Thoracopodienpaare; Antennulen sehr klein, Antennen lange Ruder, Mandibelbein einästig; das den Sommertieren fehlende Becherauge ist vorhanden und persistiert; die in der Maxillarregion entspringende zweilappige Anlage der Schale wandert in den folgenden Stadien caudad und wird schuppenförmig, ein Vorgang, der auch bei den Sommerjungen statthat.

Ostracoda (Claus 1868a, 1894, 1895d, Müller 1894). Fig. 296. Die Metamorphose der Cyprididen (Cypris) vollzieht sich in 9 Stadien. Das jüngste Stadium ist ein atypischer Nauplius, dessen 3 Podienpaare einästig sind und der bereits in eine vollkommen ausgebildete Schale eingehüllt ist (ihr zunächst relativ kleinerer Hinterteil wächst mit dem Wachstum des Rumpfes); Becherauge groß. Die übrigen Podien erscheinen in normaler Folge; die Darmcoeca (und Antennenniere?) werden im 5., die Genitalorgane im 7. Stadium sichtbar. Bemerkenswert ist,

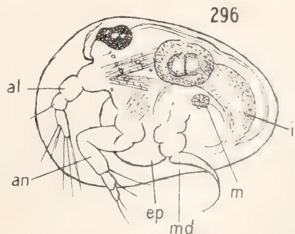


Fig. 296. Jüngste Larve von **Cypris** (nach Claus). *al* Antennula, *an* Antenne, *ep* Epistom, *i* Darm, *m* Schalenschließmuskel, *md* Mandibel.

daß eine (rostrad konkave) Hakenborste, die im 1. Stadium am Ende des Mandibelbeines sitzt, sich im 2.—4. Stadium an den Furcalhöckern, im 5. Stadium an der 2. Maxille, vom 6. Stadium ab am 1. Thoracopod findet, nachdem sie jedesmal von ihrer vorherigen Stelle verschwand. Die Metamorphose der Cytheriden scheint ähnlich zu verlaufen, während die Halocyprididen und wohl auch die Cypridiniden auf einer um einige Stadien vorgerückten Stufe ausschlüpfen dürften.

Cirripedia (Claus 1876 a, 1895 c, Delage 1884, Aurivillius 1894, Groom 1894, 1895, Chun 1895—96, Hansen 1899, Hoffendahl 1904, Steuer 1904, Smith 1906, 1907, Hoek 1909, Häfele 1911). Die Metamorphose der Thoracica (Fig. 297—301) ist in die Nauplius-, Cypris- und Cirripedidperiode abgeteilt. Die Naupliusperiode besteht aus mehreren Stadien (Lepas fascicularis 8, Balanus perforatus 6), deren letztes als

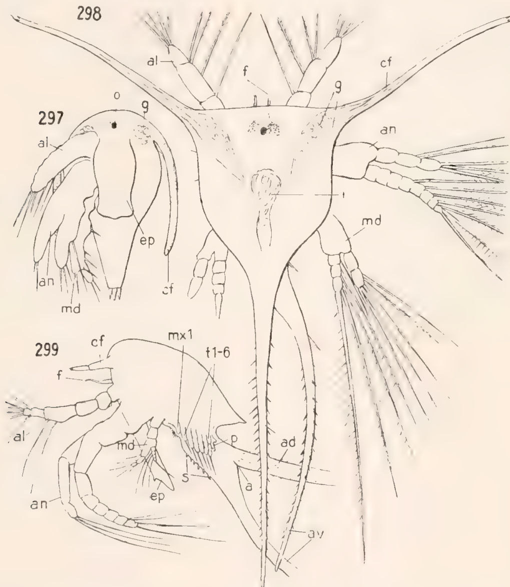


Fig. 297 jüngster, Fig. 298 etwas älterer Nauplius von **Lepas** (nach Groom); die Podien sind auf einer Seite ganz oder zum Teil weggelassen. Fig. 299. Metanauplius eines pedunculaten **Cirripeds**, nahe vor der Häutung in die Cypris (nach Chun). *a* After, *ad* dorsaler Schwanzstachel, *al* Antennula, *an* Antenne, *av* ventraler Schwanzstachel, *cf* Stirnhorn, *ep* Epistom, *f* frontales Sinnesorgan, *g* Stirndrüsen, *i* Darm, *md* Mandibel, *mx1* 1. Maxille, *o* Becherauge, *p* Hinterrumpf, *s* ventrale Thoraxstacheln, *t 1—6* Thoracopodien.

Metanauplius zu bezeichnen ist. Die vorhergehenden Stadien sind typische Nauplien, deren Besonderheit ein Rückenschild mit jederseits einem Stirnhorn (im 1. Stadium oft caudad zurückgebogen) an den vorderen Lateralecken ist; Antennulen gegliedert, Antennen (mit Kieferhaken) und Mandibeln (ohne Lade) spaltästig, Epistom groß, besonders lang bei manchen

Pedunculata; Rumpf caudad verjüngt, hinten bei den Operculata gegabelt, bei den Pedunculata vom 2. Stadium an in einen langen Pfriem (ventraler Schwanzstachel) ausgezogen. Hinter dem Schilde geht von der Dorsalseite des Rumpfes ein dicker Medianstachel (dorsaler Schwanzstachel) ab, und dicht hinter seinem Ursprung mündet ebenfalls dorsal der Darm (Fig. 299 *a*); an der Ventralfläche des vorderen Rumpfteiles erscheinen bei den Pedunculata nach und nach 6 Paar bewegliche Dornen, die als die äußeren Anlagen der sich zunächst noch nicht weiter entwickelnden 6 Thoracopodien anzusehen sind; auch sonst wachsen am Schilde und Leibe der Pedunculata Stacheln hervor, und sowohl der ventrale wie der dorsale Schwanzstachel können bei ihnen sehr lang werden. Das Becherauge ist schon im 1. Stadium da, während das sogenannte Frontalorgan (S. 121) erst etwas später erscheint. Am Grunde der Stirnhörner liegen starke Drüsen, die an dem mit einem Stechapparat versehenen Ende der Hörner münden. Im Metanaupliusstadium biegen sich die lateralen Schildhälften ventrad; es erscheinen die Komplexaugen, die Haftscheiben innerhalb der Antennulen, und hinter den Mandibeln die Anlagewülste der beiden Maxillen, der 6 Thoracopodien und des Hinterrumpfes, und aus den Hüllen der Schild- und Schwanzstacheln, der Hörner, Antennen und des Mandibelbeines ziehen sich die Weichteile zurück, so daß die Hauptmerkmale des folgenden Stadiums vorbereitet sind. Die 8 Gliedmaßen von der 1. Maxille bis zum 6. Thoracopod treten also bei der nächsten Häutung gleichzeitig zutage; daß dieses Verhalten auf eine sekundäre Verlegung unterdrückter Entwickelung ins letzte Metanaupliusstadium zurückzuführen ist, ergibt sich aus dem allmählichen Erscheinen (in rostro-caudader Folge) der erwähnten beweglichen Ventraldorne. — Das nun folgende Cyprisstadium (Fig. 300)

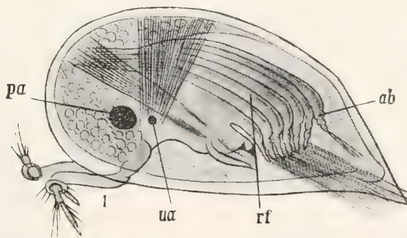


Fig. 300. Cyprisstadium von **Lepas fasciculata** (nach CLAUS). *l* Antennula, *ab* Hinterrumpf, *pa* Komplexauge, *rf* Thoracopodien, *ua* Becherauge.

hat seinen Namen von einer oberflächlichen, durch die Schale verursachten Aehnlichkeit mit Ostracoden. Die beiden Lateralklappen der Schale sind durch einen (weit ventrad gerückten) Quermuskel verbunden, gehen aber nicht bloß an der Dorsalseite (ohne Gelenk) ineinander über, sondern sind auch an den Ventralrändern verwachsen bis auf einen vorderen Schlitz für die Antennulen und einen hinteren für die Beine. Die Haftscheiben am 3. Antennulenglied sind hervorgetreten, und in ihrer Mitte mündet die Zementdrüse; Stirnhörner (bis auf winzige Reste) und Stirndrüsen, Frontalorgane und Antennen sind geschwunden und die 3 folgenden Podien sind paarige Höcker; dann folgen 6 Paar spaltästiger Thoracopodien und ein kurzer, in 4 Segmente und Furca gegliederter Hinterrumpf. Die Cypris schwimmt kurze Zeit umher; sobald sie sich mit den

Antennulen festgeklebt hat, beginnt sie, ohne sich zunächst zu häuten, sich in das Cirripedid umzuwandeln, das beim Abwerfen der Cyprisspolie zutage tritt. Während dieser Puppenphase (Fig. 301) des Cyprisstadiums erhalten die Gliedmaßen ihre definitive Form: der Rumpf macht die S. 24 beschriebene Umlagerung und Umgestaltung durch und die 5 primären Kalkplatten des Gehäuses (Carina, 2 Scuta, 2 Terga) werden angelegt.

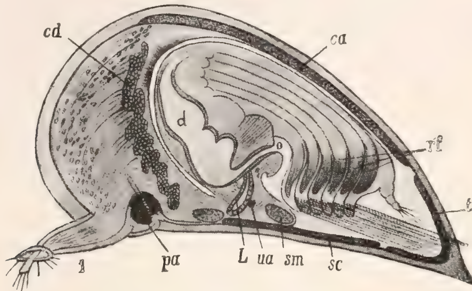


Fig. 301. Puppe von **Lepas pectinata**, im optischen Längsschnitt (nach Claus). *1* Antennula, *ca* Carina, *cd* Zementdrüse, *L* Darmcoeca, *pa* Komplexauge, *rf* Thoracopodien, *sc* Scutum, *sm* Schalenschließmuskel, *t* Tergum, *ua* Becherauge.

Das erst im Metanaupliusstadium erworbene Komplexauge geht wieder verloren; die Darmcoeca wachsen hervor, die Zementdrüsen vergrößern sich, und die birnförmig gewordenen Ovare erhalten Ovidukte. — Ein Teil der Naupliusstadien scheint bei Anelasma unterdrückt zu sein, und die Jungen der nordischen Tiefseearten von Scalpellum schlüpfen sogar als Cypris aus, die, ohne umherzuschwimmen, sich in der Nähe des Muttertieres festsetzen.

Auch in anderen Unterordnungen kommen neben Metamorphosen mit Nauplien (Alcippe, Laura) solche ohne Nauplien (Cryptophialus, Dendrogaster) vor. Die Nauplien von Laura haben keine Stirnhörner. Als Larven von Apoden (Proteolepas) werden Nauplien mit großem, gefeldertem Rückenschild, ohne Stirnhörner und ohne Schwanzstachel gedeutet, deren Zugehörigkeit aber nicht erwiesen ist.

Zunächst wie bei den Thoracica, dann aber sehr eigentümlich, verläuft die Metamorphose der Rhizocephala (Fig. 302—308). Die Larven von Sacculina treten mit einer sogleich nach dem Ausschlüpfen stattfindenden Häutung in die Naupliusperiode ein, während der sie 2 Nauplius- und 1 Metanaupliusstadium durchmachen (an Größe abnehmend): sie erreichen also mit der 4. Häutung das Cyprisstadium. Die Nauplien (Fig. 302) unterscheiden sich von denen der Thoracica durch den Mangel des Schwanzstachels und des Darmrohrs; dies ist durch den vom Muttertier überkommenen Dottervorrat überflüssig geworden, und aus derselben Ursache ist das Epistom verkleinert und die Kieferhaken der Antennen weggefallen. Daß ein Zellhaufen im Kopf des 1. Stadiums die Ovaranlage sei, wird bezweifelt. Das Komplexauge wird nicht gebildet. Auch die Cypris (Fig. 303) hat weder Komplexaugen noch den Verdauungstrakt; im übrigen ist sie der Cypris der Thoracica ähnlich bis auf die stärkere Verkümmerung des Hinterrumpfes und den Mangel der Haftscheibe an den Antennulen und der Zementdrüse. Nach einem

freien Leben von 2—4 Tagen klammert sich die Cypris mit einer der Antennulen am Grunde einer Borste (am Rumpf oder öfter an den Beinen) eines jungen Carcinus an (Fig. 304) und tritt nun in die kentrogone (der Puppenphase entsprechende) Phase, während deren sie eine sehr merkwürdige Verwandlung durchmacht. Es wird nämlich alsbald der ganze Rumpf abgestoßen, wobei auch einiges von den inneren Organen des Kopfes verloren geht (Becherauge, Stirndrüsen, Pigment, Fett etc.), und indem sich zugleich das Gewebe der Antennulen von der Cuticula ablöst, ziehen sich die gesamten übriggebliebenen Weichteile

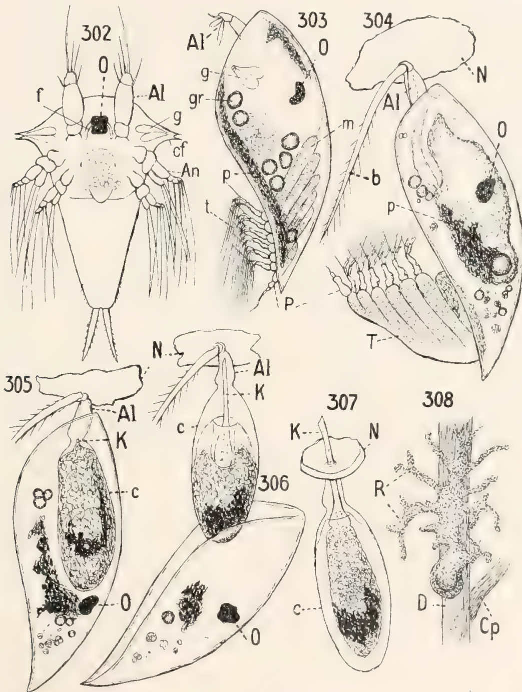


Fig. 302—308. Metamorphose von **Sacculina carcini** (nach Delage, 308 nach Smith). *Al* Antennula, *An* Antenne, *b* eine Borste des zu infizierenden Carcinus, *c* Cuticularsack des kentrogonen Stadiums, *cf* Stirnhorn, *Cp* hinteres Darmcoecum des Carcinus, *D* Darm desselben, *f* frontales Sinnesorgan, *g* Stirndrüsen, *gr* Fett, *K* Kentron, *m* Muskeln der Thoracopodien, *N* Stück vom Integument des Carcinus, *O* Becherauge, *p* Pigment, *P* Hinterrumpf, *R* Wurzeln der Sacc. interna, *t* Thoracopodien, *T* Vorderrumpf.

der Larve zu einem ellipsoidischen Klumpen zusammen, der sich mit einer chitinigen Cuticula umgibt (Fig. 304, 305). Dieser Sack enthält also nur Organe des Kopfabschnittes der Cypris, und zwar als eine kaum differenzierte Masse von Ektoderm- und Mesoderm-Elementen. Der Inhalt des Sackes zieht sich dann am Vorderende von der Cuticula zu-

rück (Fig. 305), senkt sich hier trichterartig ein und sondert eine zweite Cuticula ab (Fig. 306); aus dem Grunde des Trichters wächst ein hohles Stilet (Kentron) hervor und schiebt sich in die Antennula hinein; indem nun der Trichterboden sich hebt (Fig. 307), wird das Kentron vorgedrängt und durchbohrt mit seiner scharfen Spitze die weiche Haut am Grunde der Borste, an die die Antennula sich klammerte; so dringt die Spitze des Kentrons in die Leibeshöhle der Krabbe, und da sie offen ist, kann der Inhalt des Sackes in den Leib der Krabbe einwandern; das geschieht, nachdem er sich zum 3. Male mit einer (sehr zarten) Cuticula umgeben hat. — Nunmehr zur Sacculina interna geworden, wird der Parasit durch den Blutstrom an den Darm geführt, wo man ihn nahe hinter dem Magen als einen platten Hohlkörper mit Auswüchsen und mit verdicktem Hinterteil (Tumor centralis) findet (Fig. 308). Der Tumor wächst caudad durch den Thorax in das Pleon der Krabbe hinein, und die Auswüchse werden länger und verästeln sich zu den Wurzeln, durch die der Parasit Nahrung aufnimmt; während die Entwickelung der inneren Organe in dem wachsenden Tumor vor sich geht, erreicht dieser sein Ziel im Pleon der Krabbe; hier macht er durch seinen Druck die ventrale Hypodermis nekrotisch, so daß bei der nächsten Häutung in der neuen Cuticula ein Loch entsteht, und durch dieses gelangt der nun zu dem Leibe der Sacculina externa entwickelte Tumor nach außen, während die inzwischen durch die ganze Leibeshöhle des Wirtes verzweigten Wurzeln dort verbleiben und die Ernährung des Parasiten fortsetzen. Die Sacculina interna teilt sich zuweilen, so daß sich aus einer S. interna zwei externae entwickeln; bei anderen Rhizocephalen scheint diese Polyembryonie Regel zu sein, und man nimmt an, daß z. B. die bis zu 30 an demselben Wirt lebenden Individuen von Peltogaster socialis alle aus einer einzigen Cypris entstanden seien. (Die Autotomie des Rumpfes der Cypris der Rhizocephala legt die Frage vor: wie ist es möglich, daß aus dem Kopfteil der Cypris ein Tier entsteht, dessen Nachkommen die von der Cypris abgeworfenen Körperteile wieder besitzen?) — Die Jungen von Thompsonia gelangen durch einen Riß in dem Cuticularsack des Muttertieres ins Freie; daß sie ein kentrogenes oder internes Studium durchmachen, wird bezweifelt.

Branchiura (Claus 1875 b, Wilson 1907). Die Larven von Argulus schlüpfen als Branchiuride aus, und die der marinen Arten (A. funduli) sind von den Geschlechtstieren wenig verschieden. Unter den Gliedmaßen der Süßwasserarten sind es besonders die spaltästigen Antennen, der Mandibelpalp und die 1. Maxille, die in der kurzen Metamorphose sich um- und rückbilden, während die Schwimmbeine sich gliedern.

Copepoda (Claus 1862, 1863 a, 1868 b, 1887 c, 1893 b, c, 1895 c, Salensky 1868, Vejdovský 1877, Grobben 1881, Canu 1892, Giesbrecht 1893, 1895, 1900, Hansen 1897, Pedaschenko 1899, Malaquin 1901, Wilson 1905, 1911, Oberg 1906, Pesta 1907, 1908). Die Metamorphose der freien Arten (Fig. 309—317) ist scharf in eine Nauplius- und eine Copepodid-Periode geteilt, deren höchste und zugleich sehr verbreitete Stadienzahl je 6 ist (einbegriffen das Stadium der Geschlechtsreife, das sich nicht mehr häutet); da im 3. Stadium die 1. Maxille äußerlich hervorzutreten pflegt, zählt die Naupliusperiode 2 Nauplius- und 4 Metanauplius-Stadien. Der Leib der Nauplien, meist ellipsoidisch, aber auch kugelig oder langgestreckt, ist zunächst nicht segmentiert, wird aber später gewöhnlich durch eine Einschnürung hinter dem sehr

schwach ausgebildeten Rückenschild in einen breiteren Kopf- und dünneren, ventrad gebogenen Rumpfteil gegliedert. Zu den 3 typischen Gliedmaßen (Antennule 3—4-gliedrig, zuweilen mit plattem Endglied, Antenne mit Kieferhaken, Mandibelbein oft weit hinter dem großen Epistom ansitzend) kommt im 3. Stadium die vordere, im 4. Stadium die hintere Maxille zunächst in Form kleiner Borstenhöcker; im 5. Stadium schnürt sich das 1. Thoracomer vom Rumpfteil ab (verschmilzt aber später, meistens sehr bald mit dem Kopf), und zugleich tritt die Knospe seiner Gliedmaße (Maxilliped) hervor. Der letzte Metanauplius erhält mit den zweilappigen Anlagen des 2. und 3. Thoracopods (1. und 2. Ruderbeins) die diesen entsprechenden Metamere als selbständige Segmente. Die Zahl der Gliedmaßen-Anlagen ist also in jedem Stadium um eine vermehrt worden, nur im letzten um zwei. Das 1. Copepodidstadium (Fig. 312) unterscheidet sich vom Metanauplius in folgendem: der Rumpf ist in einen dickeren Vorder- und schwanzartigen Hinterrumpf geteilt, die Gliedmaßen, am auffallendsten die Antennulen und Maxillipeden, haben ihr larvales Aussehen verloren, die beiden vorderen Ruderbeinpaare funktionieren und die Furca ist abgegliedert. In ähnlich regelmäßiger Weise wie vorher schreitet nun auch in der Copepodidperiode mit den einzelnen Häutungen die Vermehrung der Segmente und Gliedmaßen fort (Fig. 312—317). Wie im letzten Metanaupliusstadium werden auch im 1. Copepodidstadium 2 Segmente (Thoracomer 4, 5) zugleich vom Analsegmente abgeschnürt, bei jeder folgenden Häutung aber stets nur eines, so daß nach den überhaupt noch stattfindenden 5 Häutungen die Zahl der 5 zwischen Cephalothorax und Furca vorhandenen Segmente des 1. Copepodidstadiums auf 10 im Reifestadium steigt. (Diese Zahl wird öfters nicht erreicht, weil sekundäre Störungen durch Verschmelzung bereits abgeschnürter Segmente oder durch Unterdrückung von Abschnürungen eintreten). Dabei wandert die Grenze zwischen Vorder- und Hinterrumpf, die im 1. Copepodidstadium hinter Thoracomer 4 liegt, im 2. Stadium und bei den Gymnoplea auch im 3. Stadium um je 1 Segment caudad; sie erreicht ihren definitiven Ort bei den Popoplea im 2., bei den Gymnoplea im 3. Stadium (Fig. 314). Die beiden Paare von Beinstummeln

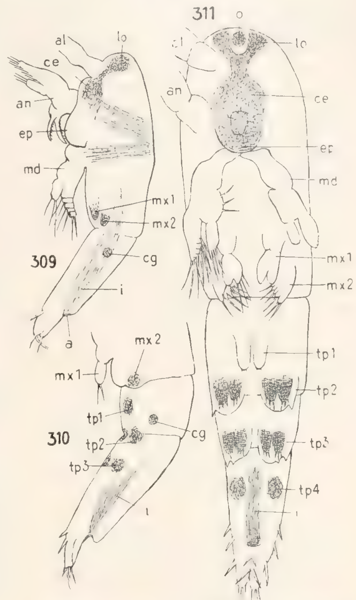


Fig. 309—311. Larven der Nauplius-Periode von **Eucalanus** (nach CLAUS), etwa des 2., 4. und 6. Stadiums. *a* Anus, *al* Antennula, *an* Antenne, *ce* Gehirn, *cg* Genitalzelle, *ep* Epistom, *i* Darm, *lo* Lobus opticus, *md* Mandibel, *mx 1, 2* vordere, hintere Maxille oder deren Anlagen, *o* Becherauge, *tp 1* 1. Thoracopod (Maxilliped), *tp 2, 3, 4* folgende Thoracopodien oder deren Anlagen.

(Thoracopod 2, 3) des letzten Metanaupliusstadiums werden im 1. Copepodidstadium gegliedert und beweglich, und zugleich erscheint ein drittes Paar von Beinstummeln (Thoracopod 4; Fig. 312); in den folgenden Stadien tritt jedesmal an dem eben zum Vorderrumpf gezogenen Segment ein neuer Stummel auf und zugleich verwandelt sich das Stummelpaar des vorhergehenden Stadiums in ein bewegliches Beinpaar; so wird

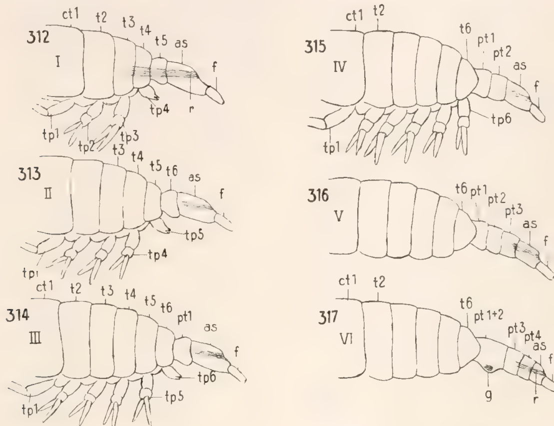


Fig. 312—317. Schema der Rumpfsegmentierung im I.—VI. Copepodidstadium eines **Gymnoplea**-Weibchens mit höchster Segmentzahl. *as* Analsegment, *ct* Cephalothorax, *f* Furca, *g* Genitalöffnung, *pt 1, 2, 3, 4* Hinterrumpfsegmente, *r* Enddarm, *t 2, 3* etc. Vorderrumpfsegmente, *tp 1* 1. Thoracopod (Maxilliped), *tp 2, 3* etc. die folgenden Thoracopodien (Ruderbeine).

die volle Zahl von 5 beweglichen Beinpaaren (Thoracopod 2—6) im 4. Stadium (Fig. 315) erreicht; das ganz rudimentär bleibende (oft fehlende) 7. Thoracopod der Popoplea entwickelt sich gleichzeitig mit ihrem ebenfalls immer klein bleibenden 6. Thoracopod. Im 4. Stadium werden Spuren sekundärer Sexualcharaktere sichtbar.

Auch die Metamorphose aller Parasiten beginnt mit einem Naupliusstadium, das allerdings das einzige bleiben und seine Cuticula gleichzeitig mit den Eihüllen abwerfen kann. Ihre ausschlüpfenden Nauplien sind denen der freien Arten ähnlich, doch sind die Antennulen höchstens zweigliedrig, haben die Antennen keine Kieferhaken, kann das Endopodit der Mandibel klein (Ascidicolidae) und das Epistom flach sein; ihr Leib ist mit Dotter gefüllt. Bei manchen der den freien Copepoden näher stehenden Arten (Ascidicolidae, Lichomolgidae, Asterocheridae) finden während der Naupliusperiode mehrere Häutungen statt; meist aber häutet sich der Nauplius nur einmal zum Metanauplius und dieser direkt zum Copepodid, und es kommt vor (Aplostoma, Enterocola, Cancerilla), daß auch die 2. Häutung wegfällt und aus der Cuticula, in der der Nauplius das Ei verläßt, das 1. Copepodidstadium hervorgeht. Die Naupliusperiode wird bei diesen Arten also nicht etwa dadurch abgekürzt, daß mehr und mehr von den frühesten Stadien der Metembryogenese ins Ei verlegt werden, sondern der Nauplius schlüpft auf der gleichen

Entwickelungsstufe wie der der freien Arten aus, und die folgenden Stadien bis zum Metanauplius und selbst bis zum 1. Copepodidstadium, werden ins 1. Naupliusstadium verlegt. Die Zahl der Copepodidstadien dürfte bei einigen dieser Arten dieselbe sein wie bei den freien Arten; jedenfalls entsprechen die ersten 2—3 Stadien den gleichnummerigen jener in allen wesentlichen Merkmalen. Das 2. Stadium sucht den Wirt und häutet sich alsbald, nachdem es ihn gefunden, worauf im 3. Stadium die regressive Metamorphose beginnt; wird etwa das ♂ im geschlechtsreifen Stadium wieder freilebend (Enterognathus), so nehmen seine Ruderbeine nach kurzer regressiver die progressive Entwickelung wieder auf. — Die Dichelestiiden, Philichthyiden und Chondracanthiden verhalten sich ähnlich wie die stärker parasitischen Glieder der vorher genannten Familien. Bei ihnen macht sich aber mehr und mehr eine Eigentümlichkeit geltend, die sich auch bei Parasiten anderer Unterordnungen findet, daß nämlich die ♂ auf einem früheren Stadium geschlechtsreif werden als die ♀; im höchsten Maße ist das der Fall bei den Chondracanthiden, wo die ♂ nicht über die Entwickelungsstufe des 1. Copepodids in Segmentierung, Zahl der Gliedmaßen und Größe hinauskommen und als Zwergmännchen am Hinterleibe der weit größeren ♀ hangen bleiben.

Abgekürzte Naupliusperiode, darauf Copepodide des 1. Stadiums von typischem Bau, wenn auch mit schon deutlich auf die künftige parasitische Lebensweise hinzeigenden Kopfgliedmaßen und Mundbildung, finden wir auch bei den Caligiden, die sich aber von den vorher behandelten Familien durch die Art der Larvenbefestigung unterscheiden. Die Naupliusperiode von Caligus hat 2 Stadien; das 1. ist ein typischer Nauplius; das 2., wohl ein Metanauplius, häutet sich zum 1. Copepodid (mit atypischer Segmentierung des Hinterrumpfes). Das 2. Copepodid klammert sich an den Wirt, häutet sich und klebt sich an ihm mit dem Sekret einer medianen Stirndrüse fest; dies Sekret erstarrt zu dem sogenannten Stirnbande, das sich mit dem freien Ende in die Haut des Wirtes (Fisches) einbohrt. Die angehefteten Copepodide (sogenannte Chalimus-Stadien) häuten sich mehrere (wenigstens 5) Male, werfen bei der letzten Häutung das Stirnband ab, werden wieder freischwimmend und begatten sich (das ♀ erhält seine volle Geschlechtsreife erst nach der Kopulation); trotz der wieder erlangten Lokomotionsfähigkeit bleibt die Ernährung parasitisch. Zu den Caligiden zählen indessen auch Arten, die (oder doch deren ♀) im definitiven Zustande nicht freibeweglich sind; ihr Lebenslauf ist nicht bekannt, aber er dürfte zu den der Lernaeiden (Fig. 318—322) überführen. — Dieser ist dem von Caligus ähnlich, ausgenommen den auf das Begattungsstadium folgenden Wirtswechsel der ♀. Lernaea schlüpft als Nauplius mit 3 Paar freien Gliedmaßen aus, der aber unter seiner Cuticula schon Anlagen zu weiteren Segmenten und Gliedmaßen mitbringt; der Nauplius häutet sich kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen zum 1. Copepodid (Fig. 319), und diese freischwimmende Larve heftet sich mit Hilfe des gleichen Stirnbandes wie die Caligiden an die Kiemen von Plattfischen. Während der nun folgenden 4 Stadien (bei den Häutungen bleibt das Stirnband unverrückt) wird der Rumpf zwar weiter segmentiert und neue Thoracopodien entwickelt; gleichwohl aber tritt hinsichtlich der Gliedmaßen und Muskulatur eine rückschreitende Entwickelung ein, so daß jene sich in ungegliederte, borstenlose, unbewegliche Stummel verwandeln, und diese (dem Caligiden-Chalimus entsprechenden) Stadien als Puppenstadien zu be-

zeichnen sind (Fig. 320). Nachdem 5 Copepodidstadien (also ebensoviele wie bei den freilebenden Copepoden) durchlaufen sind, häutet sich die letzte Puppe zum Begattungsstadium, das wieder mit gut ausgebildeten Gliedmaßen (4 Paar Ruderbeinen) und Muskeln versehen ist, aber einen nicht segmentierten, beim ♀ langen, querrunzligen Hinterrumpf hat. Nachdem in diesem freischwimmenden Stadium die Begattung (Fig. 321) stattgefunden, geht das ♂ zugrunde; das ♀ aber, dessen Genitalorgane erst nach der Aufnahme von Sperma ins Rec. seminis allmählich funktionsfähig werden, heftet sich an einen neuen Wirt (Gadide) und verwandelt sich in die definitive Form der eierproduzierenden, mit dem Kopfe in die Gewebe des Wirtes eingesenkten Lernaea (Fig. 322).

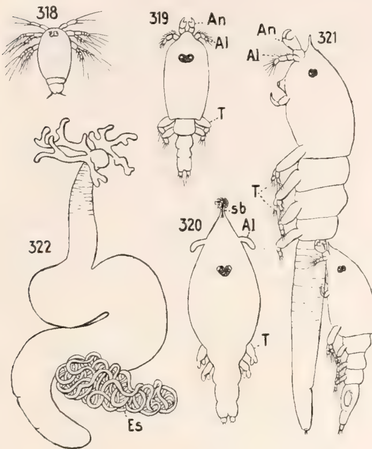


Fig. 318—322. Metamorphose von **Lernaea** (meist nach Claus). 318: Metanauplius, 319: 1. Copepodidstadium, 320: angeheftetes Puppenstadium, 321: Kopulation der Geschlechtstiere, 322: definitiv parasitisches Weibchen. *Al* Antennula, *An* Antenne, *Es* Eischnüre, *sb* Stirnband, *T* Thoracopodien.

Eine ähnliche Befestigungsweise (Ankleben mit dem Sekret einer Stirndrüse, aber ohne Bildung eines Stirnbandes) der Larven am Wirt und ebenfalls Puppenstadien vor der Geschlechtsreife haben auch die auf Malacostraken schmarotzenden Choniostomatiden. Die Larve schlüpft, wie bei den Lernaeopodiden, als 1. Copepodid aus, das sich festheftet; der folgende Puppenzustand ähnelt bei manchen Arten dem von Lernaea; bei anderen aber gehen sämtliche Organe in Histolyse über und ziehen sich zu einem Klumpen zusammen; dieser sondert eine Cuticula ab, und in dem am Wirt festgeklebt bleibenden Cuticularsack entwickeln sich die Geschlechtstiere, die aus dem Sack auskriechen und an demselben Wirt weiterleben.

Die Larve der Lernaeopodiden ist noch kurz vor dem Ausschlüpfen ein Nauplius mit nur 2 Paar Gliedmaßen (das Mandibelbein fehlt); aber unter seiner Cuticula sind bereits die Segmente und Gliedmaßen des 1. Copepodids entwickelt; die Larve schlüpft indessen selten noch in der Nauplius-Cuticula aus, sondern pflegt diese zugleich mit der Eihülle abzuwerfen und also als Copepodid mit den typischen Merkmalen des 1. Stadiums frei zu werden. Nach kurzem Umherschwimmen heftet sich diese Larve an die Kiemen des Wirtes mit Hilfe eines spiralig gewundenen Haftfadens, der bereits im Embryo ausgebildet wird: er liegt im Kopf und hat zwar einige Aehnlichkeit mit dem Stirnbande der Chalimus-Larven, aber die Befestigung geschieht ganz anders als bei diesen: die Larve drückt die Stirn in die Kieme, so daß die Stirnhaut platzt und das hier befindliche Vorderende des Fadens sich in die Kieme bohrt, und wenn es darin haftet, zieht die Larve den Faden aus

dem eigenen Körper hinaus und umklammert dann das Hinterende des Fadens mit den hinteren Maxillen. Dann häutet sich die Larve zum 2. Copepodid; die hinteren Maxillen des ♀ verwachsen mit ihren Enden und mit dem Haftfaden, und das ♀ ist definitiv fixiert; das ♂ aber, das mit der nächsten Häutung seine definitive (hinter der des ♀ weit zurückbleibende) Größe und Gestalt erreicht, läßt bei der Häutung den Haftfaden los und klammert sich als Zwergmännchen mit seinen getrennt bleibenden hinteren Maxillen an das nächste ♀ fest.

Das Leben der bisher angeführten parasitischen Copepoden beginnt mit einer Periode freien Lebens, nach der sie in einem der ersten Copepodidstadien zu Parasiten werden, um dies meistens definitiv zu bleiben. Eine Ausnahme machen die ♂ mancher Ascidicolidae, die nach Absolvierung der parasitischen Periode als Geschlechtstiere wieder umherschwimmen und nach der Begattung zugrunde gehen, und gleiches gilt auch für die ♂ der Lernaeiden, während für ihre ♀ auf die erste freie Lebensperiode zwei durch eine neue Periode freien Lebens getrennte parasitische Perioden folgen, von denen die zweite definitiv ist. Von all diesen Parasiten abweichend verhalten sich die Monstrilliden (Fig. 323—329), sowohl darin, daß sie bereits als Nauplien zu Parasiten werden, als darin, daß bei ihnen beide Geschlechter im Stadium der Geschlechtsreife zu einem, allerdings nicht lange dauernden freien Leben zurückkehren; das auffälligste an ihrer Ontogenese ist aber die Aehnlichkeit mit der der

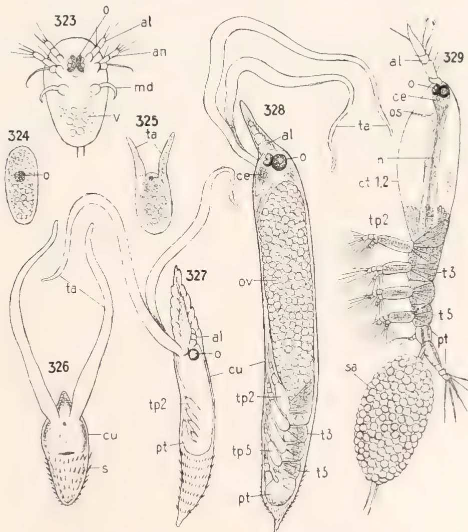


Fig. 323—329. Metamorphose einer Monstrillidenart **(Haemocera)**; 323: Nauplius, 324—328: interne Stadien (328 nahe vor dem Ausbruch aus dem Wirt), 329: schwimmendes Weibchen mit Eiballen an der Gabelborste des Genitalsegmentes (nach MALAQUIN). *al* Antennule, *an* Antenne, *ce* Gehirn, *ct 1, 2* Cephalothorax, *cu* Cuticularsack, *md* Mandibel, *n* Nervenbauchstrang, *o* Becherauge, *ös* rudimentärer Oesophagus, *ov* Eier, *pt* Hinterrumpf, *s* Stacheln auf dem Cuticularsack, *sa* Eiballen, *t* Thoraxsegmente, *ta* Tentakel, *tp* Thoracopodien, *v* Dotterkugeln.

Rhizocephalen. Der Nauplius (Fig. 323) der Monstrilliden ist nicht ganz typisch, insofern das Endopodit der Antennen klein ist und die Mandibeln statt der Spaltäste einen Haken tragen; Antennulen 3-gliedrig, Auge groß, Darm fehlt. Ohne sich vorher zu häuten, klammert sich der Nauplius mit dem Mandibelhaken an seinen Wirt (Annelid) und bohrt sich, mit den Antennulen rudernd, allmählich durch dessen Integument; dabei wird die Nauplius-Cuticula abgestreift, und der Parasit gelangt in das Innere des Anneliden als eine ellipsoidische Zellmasse (Fig. 324), deren fortschreitende Histolyse besonders an dem sich auflösenden Becherauge zu verfolgen ist. Die in ein größeres Blutgefäß gelangten Monstrillae internae sondern eine Cuticula ab und lassen bald ein 1—2-schichtiges Ektoderm unterscheiden, welches Mesodermzellen und Dotterreste einschließt. Vorne wachsen 1—2 Paar tentakelartige Fortsätze hervor (Fig. 325), durch die der Parasit Nahrung aufsaugt, und hinten erscheinen Stachelkränze auf der Cuticula (Fig. 326). In dem Cuticularsack bilden sich die Geschlechtstiere aus (Fig. 327, 328), die mit Hilfe der Stachelkränze aus dem Wirt ausbrechen (mit Zurücklassung der Tentakel) und sich frei geworden nochmals häuten; dann findet die Begattung und die einmalige Ablage einer großen Zahl von Eiern statt. Die Geschlechtstiere (Fig 329) sind vorzügliche Schwimmer und mit einem ungewöhnlich großen Becherauge ausgestattet; da sie (wie in allen Stadien) darmlos sind, atrophieren ihre Organe während der Reifung der Geschlechtsprodukte, und die Tiere gehen zugrunde.

Leptostraca (Claus 1885). Nebalia schlüpft mit fast sämtlichen, in regulärer Folge hervorgewachsenen Gliedmaßen (nur die 3 letzten Pleopodien sind erst als Wülste da) aus dem Ei, wobei der im Ei ventrad gekrümmte Körperstamm sich etwas dorsad krümmt.

Anisopoda (Dohrn 1870b, Claus 1887b). Dem ausschlüpfenden Apseudes fehlen noch das 8. Thoracopod und 1.—5. Pleopod, während das Uropodienpaar vorhanden ist; die Epimere des Rückenschildes stehen laterad ab und legen sich erst später zur Bedachung der Atemkammern ventrad um.

Isopoda (Dohrn 1867, 1870c, d, Giard & Bonnier 1887, Hansen 1895, Sars 1896—99, Bonnier 1900, Smith 1904, Caullery 1908, Gilson 1909). Die bis nahe gegen das Ende der embryonalen Entwickelung stark dorsad gekrümmte Larve geht aus dem Ei mit den Stummeln aller Gliedmaßen, außer dem 8. Thoracopod, und bedeckt mit der Naupliuscuticula hervor, entwickelt sich weiter im Brutraum, hat aber das 8. Thoracopodienpaar auch beim Freiwerden noch nicht, sondern gewinnt es erst bei den nächsten Häutungen. Unter den Fischparasiten, die nach dem Verlassen des Brutraums pelagisch leben, und deren Gliedmaßen sich nach der Ansiedlung am Wirt den Funktionen des Blutsaugens und Anklammerns weiter anpassen (Cymothoidae, Aegidae etc.) sind die Gnathiidae bemerkenswert durch die auffällige Umgestaltung der auskriechenden Larve (mit freiem Thoracomer 3—7, Fig. 330) zu dem darauf folgenden parasitischen Larven-(Praniza-)Stadium (in dem die Segmentierung zwischen Thoracomer 5—7 verstreicht infolge der Blähung des Darms durch das aufgesogene Fischblut, Fig. 331) und weiter zu den stark dimorphen Geschlechtsformen (♂ Fig. 332, ♀ Fig. 333). Für die Verwandlung in die Geschlechtstiere verlassen die Larven den Wirt und fallen zu Boden; der Thorax der ♂ und auch mancher ♀ gewinnt die Segmentation wieder; nach der Verwandlung in die Geschlechtsform häuten sich weder ♀ noch ♂ mehr und nehmen keine Nahrung auf; wird

eine Larve zu einer für die Verwandlung ungünstigen Zeit vom Wirt abgerissen, so soll aus ihr eine Riesenlarve entstehen. Die Larven der Krebsparasiten (Epicariden) schwimmen zwischen dem Auskriechen und Anheften an den definitiven Wirt umher und machen während dieser Zeit

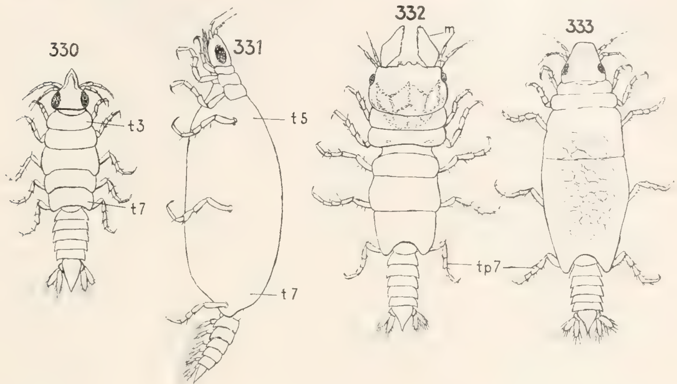


Fig. 330—333. Metamorphose von **Gnathia**; 330 Larve nach dem Ausschlüpfen, 331 parasitisches Stadium, 332 reifes Männchen, 333 reifes Weibchen (nach SARS). *m* sog. Mandibel, *t* Thoraxsegmente, *tp* Thoracopodien.

eine Anzahl Häutungen durch (Fig. 279). Sie leben zunächst von dem mitgebrachten Eidotter und stehen auf der Entwickelungsstufe anderer auskriechender Isopoden, jedoch mit bereits auf die künftige parasitische Lebensweise hindeutenden Mundteilen und Klammerbeinen (Stade épicaridien). Darauf klammert sich die Larve (wahrscheinlich bei allen Epicariden) an pelagische Copepoden als provisorische Wirte, die sie auch leicht verlassen und wechseln kann (Stade microniscien); in dieser Zeit erwerben die Larven das 8. Thoracopodienpaar (das die ♂ der Entonisciden später wieder einbüßen, Fig. 278) und treten in das Stade cryptoniscien, in dem sie sich an dem definitiven Wirt ansiedeln. Hier werden sie geschlechtsreif, und die regressive Metamorphose beginnt: während die ♀ stark wachsen und ihre Form oft sehr verändern (Fig. 277), behalten die ♂ ihre Größe und larvenartige Gestalt, in der sie als Zwergmännchen bei den ♀ weiter leben. Die Cryptonisciden werden indessen schon am Ende des Larvenlebens zu geschlechtsreifen ♂ und wandeln sich nach der Ansiedlung in ♀ um; ob bei den Entonisciden bereits angesiedelte ♂ (Ersatzmännchen), wenn sie in günstige Ernährungsbedingungen kommen, zu ♀ werden, ist nicht sicher; bei Bopyriden scheinen die Geschlechter durchaus getrennt zu sein.

Amphipoda (CLAUS 1887a, WOLTERECK 1909). Die Entwickelung des von Anfang an ventrad gekrümmten Embryos ist direkt, und die metembryonalen Veränderungen bestehen namentlich in der Ausbildung der Sexualcharaktere; nur bei manchen Hyperoidea bilden sich die Eigenümlichkeiten der Körperform, zuweilen auch die Pleopodien, erst nach em Ausschlüpfen aus.

Anomostraca (Smith 1909). Die Entwickelung ist nicht untersucht; doch scheint sie direkt zu sein.

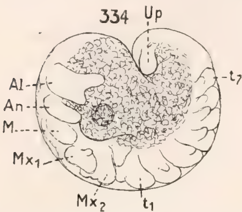


Fig. 334. Embryo von **Diastylis** (nach Sars). *Al* Antennula, *An* Antenne, *M* Mandibel, *Mx 1, Mx 2* 1., 2. Maxille, *t 1, t 7* 1., 7. Thoracopod, *Up* Uropod.

Sympoda (Dohrn 1870a, Sars 1899—1900). Der Embryo ist dorsad gekrümmt (Fig. 334); die ausschlüpfende Larve ist der adulten Form ganz ähnlich; das wie bei Anisopoden und Isopoden äußerlich noch nicht hervortretende 8. Thoracopodienpaar wird bei der nächsten Häutung frei.

Schizopoda (Sars 1885a, Nusbaum 1887, Wagner 1896). Die Entwickelung der Mysididen, wie es scheint auch der Lophogastriden, ist direkt (die der Eucopiiden unbekannt). Die Embryonen sprengen die Eihaut im Naupliusstadium, machen aber die weitere Entwickelung in der Naupliuscuticula nach Art von Embryonen durch, wobei sie sich zunächst dorsad krümmen, legen Maxillen und Thoracopodien gleichzeitig, dann die Pleopodien an und verlassen den Brutraum in wesentlich definitiver Form.

Dichelopoda (Metschnikoff 1871, Claus 1876a, Sars 1885a, 1898b, Hansen 1908). Die Metamorphose (Fig. 335—340) verläuft sehr allmählich und kontinuierlich; nur der Metanauplius scheint vom Nauplius durch eine merklichere Kluft geschieden; so sind die larvalen Perioden, in die man die Metamorphose von da an geteilt hat (Metanauplius-, Calyptopis-, Furcilia-, Cyrtopiaperiode — Namen der früher für Geschlechtstiere gehaltenen Larven) voneinander und von der Dichelopodid-Periode nicht schärfer getrennt als die einzelnen Stadien voneinander; auch scheint sich die Metamorphose nicht aller Dichelopoden nach ihnen abteilen zu

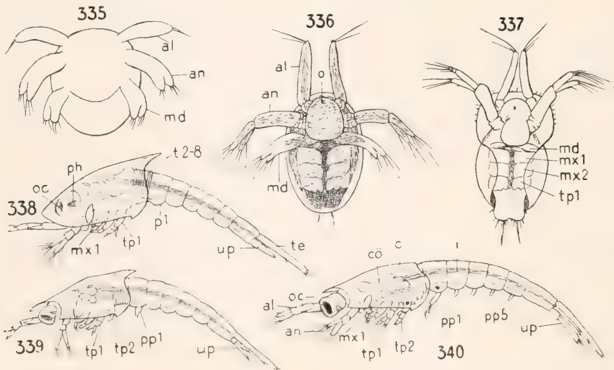
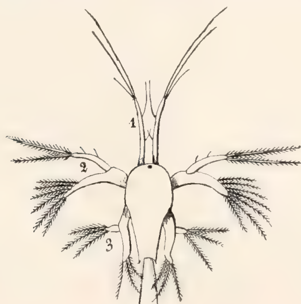


Fig. 335—340. Metamorphose von **Dichelopoden** (nach Sars). 335 Nauplius des 1. Stadiums, vergr. 80. 336 Nauplius des 2. Stadiums, vergr. 76, nahe vor der Häutung (durch die Cuticula scheinen die Umrisse des nächsten Stadiums hindurch; man sieht das verkümmernde Mandibelbein). 337 Metanauplius, vergr. 70. 338 letztes Calyptopisstadium, vergr. 30. 339 1. Furciliastadium, vergr. 25. 340 älteres Furciliastadium, vergr. 25. *al* Antennula, *an* Antenne, *c* Herz, *cö* Darmcoeca, *i* Darm, *md* Mandibel, *mx 1, 2* 1., 2. Maxille, *o* Becherauge, *oc* Komplexauge, *p* Pleonsegmente, *ph* Leuchtorgan, *pp* Pleopodien, *t* Thoraxsegmente, *te* Telson, *tp* Thoracopodien, *up* Uropod.

lassen. — Der jüngste Nauplius (Fig. 335) ist fast kuglig, nach der 1. Häutung ellipsoidisch (Fig. 336); kein Schild; Antennulen ungegliedert, Antenne und Mandibel Spaltbeine, ohne Kieferhaken; After, vielleicht auch Mund noch nicht offen; Becherauge tritt im 2. Stadium auf. Das auf die beiden Naupliusstadien folgende Metanaupliusstadium (Fig. 337) hat einen vorn haubenartig erweiterten, hinten anschließenden Rückenschild; Rumpfende mit leichter Mediankerbe zwischen jederseits einem flachen Borstenhöcker; das Mandibelbein ist schon geschwunden, und ein Coxalladenstumpf unter den Epistomwulst geschoben; dahinter 3 Paar breite Lappen: 1., 2. Maxille, 1. Thoracopod; außer dem Becherauge ist ein Paar als Frontalorgane gedeutete Zäpfchen vorhanden; Darm mit After und Coeca; Herz, sowie die Anlagen der Komplexaugen und ihres Leuchtorgans werden sichtbar. In den folgenden, oben genannten Perioden beginnen Thorax und Pleon sich voneinander abzugrenzen und zu segmentieren; die Pleonsegmente sind sogleich länger und schärfer getrennt als die ganz kurzen und schließlich wieder verschmelzenden Thoraxsegmente. Mit der Abgliederung des 6. Pleonsegmentes erscheinen auch die Anlagen seines Beinpaares (Uropod), und zwar noch bevor irgendeines der vorderen Beine (abgesehen vom längst vorhandenen 1. Thoracopod) hervorsproßt. Das 2. Thoracopodienpaar und das 1. Pleopodienpaar erscheinen im Beginn der Furciliaperiode (Fig. 341) ungefähr gleichzeitig, und beide Reihen von Beinpaaren vervollständigen sich während der folgenden Stadien in normaler Folge; jedoch ist die Pleopodienreihe früher fertig als die Thoracopodienreihe. Ebenfalls im Anfang der Furciliaperiode lösen sich die Augenstiele ab, und der Ansatz des bis dahin nur mit dem Kopf zusammenhangenden Rückenschildes rückt caudad über die verschmelzenden Thoracomere hinweg; wenn alle Gliedmaßen wenigstens als Lappen vorhanden sind, wandelt sich das Exopodit der Antenne in die Squama um (Beginn der Cyrtopiaperiode), dann wachsen Mandibeltaster und Kiemen hervor, und Gliedmaßen und Telson erhalten allmählich die definitive Form. Viel früher als bei Decapoden und Stomatopoden, schon in der Furciliaperiode, verliert der Rückenschild sein larvales Aussehen, indem der breite Vorderrand des Schildes durch das Rostrum ersetzt und der (nicht immer vorhandene) mediane Hinterrandstachel abgeworfen wird.



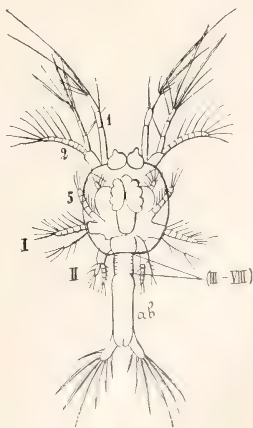
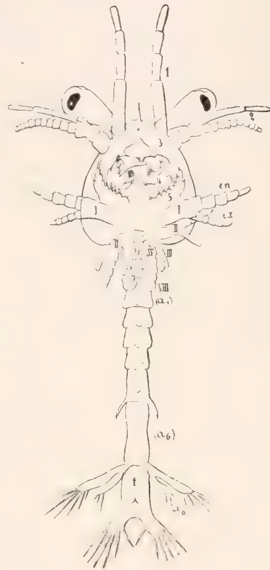


Fig. 341 Nauplius, Fig. 342 junge Protozoea eines **Peneiden** (nach F. MÜLLER). *1—5* Kopfgliedmaßen, *I, II* 1., 2. Thoracopod, *(III—VIII)* 3.—8. Thoraxsegment, *ab* Pleon.

Decapoda. Die vollständigste und eine zugleich sehr kontinuierliche Metamorphose haben die Peneiden (Müller 1863, Claus 1876a, Brooks 1883, Kishinouye 1900, Monticelli & Lobianco 1901). Der Nauplius (Fig. 341) hat typischen Bau, und die Naupliusperiode scheint



343



344



345

aus 2 Nauplius- und 1 oder 2 Metanaupliusstadien zu bestehen. Die Metanauplien haben ein großes Epistom, ein Paar eigentümlicher Frontalorgane und zeigen bereits in einer dorsalen Querfalte die Schildanlage; im letzten Stadium sind die beiden Maxillen- und die vordersten beiden Thoracopodienpaare als Wülste vorhanden. Diese treten im 1. Protozoeastadium als Gliedmaßen (die Thoracopodien als spaltästige Ruderbeine) hervor, wogegen das Mandibelbein geschwunden ist; der Schild

Fig. 343 Aeltere Protozoea, Fig. 344 Zoea, Fig. 345 Mysisstadium eines **Peneiden** (nach Claus). *1—5* Gliedmaßen des Kopfes, *I—VIII* Thoracopodien, *(IV—VIII)* Thoraxsegmente, *a 1, 2* etc. Pleopodien, *a 6* Uropod, (*a 1, 2* etc.) Pleonsegmente, *en* Endopodit, *ex* Exopodit, *fs* Frontalorgan, *L* Darmcoeca, *t* Telson.

ist ausgebildet und das Pleon geht in eine (nicht abgegliederte) Furca aus (Fig. 342); die Antennenniere funktioniert. Unter zahlreichen Häutungen (Fig. 343) entwickelt sich die Protozoea zur Zoea (Fig. 344), indem die Komplexaugen gestielt werden, das 3. Thoracopod hervorsproßt und die folgenden kurzen Thorax- und längeren Pleonsegmente sich abschnüren; auch erscheinen bereits die Knospen der vorderen Peräopodien und gleichzeitig die des Uropods. Dann wachsen die folgenden Peräopodien hervor, und wenn sie sich zu spaltästigen Ruderbeinen herangebildet haben, ist die Larve in die Mysisperiode (Fig. 345) eingetreten. Nun schnürt sich das 6. Pleonsegment mit dem schon großen Uropod ab, es erscheinen Pleopod 1, 2, dann 3—5, ferner der neue Mandibeltaster und die Statocyste, und mit dem Schwinden der Exopodite der Peräopodien und der Uebernahme der Ruderfunktion durch die Pleopodien ist die Decapodidperiode erreicht.

Auch unter den Sergestiden gibt es ein Genus, dessen Metamorphose mit der Naupliusperiode beginnt: Lucifer (Dohrn 1870f, Claus 1876a, Brooks 1882, Wasserlos 1908). Das 1. freie Stadium ist ein Metanauplius ohne Schild, mit Becherauge und prominentem Epistom; Antennulen 5-gliedrig, Antennen mit mehrgliedrigem Exopodit, ohne Kieferhaken, Mandibel ebenfalls spaltästig, ohne Lade; dahinter die 4 Wulstpaare von Maxille 1, 2 und Thoracopod 1, 2. Das 2. Metanaupliusstadium ist ähnlich, aber eine schmale Schildduplikatur und der Mandibelladenhöcker sind hervorgetreten und die Gliederung der 3 Naupliusgliedmaßen ist zurückgebildet. Die nun folgende Zoea-Periode verläuft in 4 Stadien, in denen sich die Protozoea allmählich zur Zoea entwickelt. Die 1. Protozoea hat einen bestachelten Schild (vorderer Median- und 3 Hinterrandstacheln) und einen gestreckten, in ein Paar Borstenhöcker endenden Hinterleib: die vorderen 6 Thoraxsegmente sind abgeschnürt, und die Ausbildung der 7 Gliedmaßen des Metanauplius ist fortgeschritten; das Mandibelbein ist geschwunden, die Lade gezähnelt und Herz, Darmcoeca, Maxillenniere erschienen. Im 2. Stadium markieren sich die Komplexaugen durch Pigment, im 3. schnüren sich Thoraxsegment 7 und Pleonsegment 1—4 zugleich ab (das den Adulten fehlende 8. Thoraxsegment tritt auch nicht transitorisch auf, ebensowenig wie das 8. Thoracopod), und im 4. Stadium ist das 5. Pleonsegment frei, und Thoracopod 3—7 und Uropod (am noch nicht abgegliederten 6. Pleomer) treten als zweizipflige Lappen hervor. Erst in dem unmittelbar folgenden 1. Mysisstadium sind die Stiele der Komplexaugen beweglich; ferner sind die hinteren Schildstacheln verschwunden, die bis dahin noch freien hinteren Thoraxsegmente sind verschmolzen, und die Thoracopodien sowie das Uropod sind in lange, spaltästige beborstete Schwimmorgane verwandelt. Der Gegensatz zwischen diesem Stadium und der Zoea wird dadurch noch verschärft, daß in den nächsten Stadien die Fortschritte relativ gering sind und hauptsächlich in der Abgliederung des 6. Pleonsegmentes und im Erscheinen der vorderen Pleopodienpaare bestehen, die miteinander gleichzeitig hervorwachsen. Zugleich beginnt die Um- und Rückbildung der Cephalo- und Thoracopodien zur adulten Form, wobei die Maxillenniere durch die Antennenniere ersetzt wird und das Becherauge zugrunde geht. Die Kontinuität der Metamorphose wird also vor und hinter der Zoeaperiode unterbrochen. Die Mysisperiode führt durch mehrere Häutungen (über ein sog. Mastigopus-Stadium) zur adulten Form. — Die minder gut bekannte Metamorphose der anderen Sergestiden ist der von Lucifer ähnlich; nur scheint die Naupliusperiode unterdrückt zu sein und die Larve

als Protozoea auszuschlüpfen, etwa auf der Stufe zwischen der 2. und 3. Protozoea von Lucifer; die Stielaugen lösen sich früher vom Kopfe ab als bei diesem. Die Larven zeichnen sich durch sehr lange, verästelte Schildstacheln aus und durch das starke, furcaartige Hervortreten der ebenfalls bestachelten beiden Fortsätze, in die das Hinterende des Pleons ausgeht. Die aufeinanderfolgenden Perioden bezeichnet man als Elaphocaris (Zoea), Acanthosoma (Mysis) und Mastigopus (Decapodid).

Das Anfangsstadium und der Verlauf der zunächst folgenden (in manchen Punkten auffälligen) Metamorphose von Stenopus (Cano 1891 d, Brooks & Herrick 1892) verhält sich wie bei den Sergestiden, während die späteren Stadien denen der Eucyphidea ähneln.

Alle übrigen Decapoden machen keine Naupliusperiode durch, sondern verlassen frühestens als Zoea das Ei.

Die meisten Eucyphidea (Claus 1876 a, Sars 1890, 1899, 1906, Brooks & Herrick 1892, Coutière 1899, 1907, Daday 1907) schlüpfen als Zoea mit folgenden Merkmalen aus (Fig. 346): Augen gestielt, Schild nur mit Rostralstachel; Thorax kurz, nicht segmentiert (auch in späteren Stadien nicht), Thoracopod 1—3 als Spaltbeine, die übrigen Thoracopodien höchstens als Knospen vorhanden; Pleon gestreckt, segmentiert,

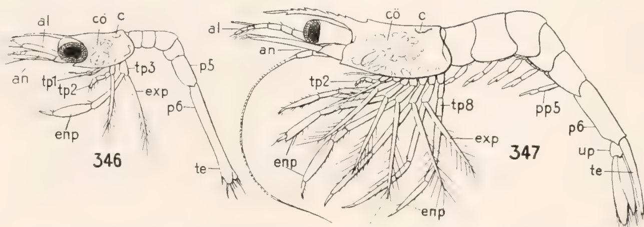


Fig. 346 Jüngste Zoea, Fig. 347 Aeltestes Mysisstadium von **Pandalus** (nach Sars). *al* Antennula, *an* Antenne, *c* Herz, *cö* Darmcoeca, *enp* Endopodit, *exp* Exopodit, *p* Pleonsegmente, *pp* Pleopodien, *te* Telson, *tp* Thoracopodien, *up* Uropod.

ohne Gliedmaßen. Im folgenden Stadium sproßt mit den hinteren Thoracopodien auch das Uropod hervor, später erst Pleopod 1—5. Da die Thoracopodien sich eins nach dem andern zu Ruderbeinen entwickeln (wobei an einer verschiedenen Zahl der hintersten Paare das Exopodit nicht mehr angelegt wird), wird der Uebergang von der Zoea- zur Mysisperiode (Fig. 347) verwischt; dagegen ist die Grenze zwischen Mysis- und Decapodidperiode schärfer, besonders dadurch, daß die in der Mysisperiode als Schwimmorgane funktionierenden Thoracopodien des 4. bis 8. Paares zu Peräopodien werden und die Pleopodien deren Ruderfunktion übernehmen. Eine eigentümliche cänogenetische Abweichung von der rostro-caudaden Entstehungsfolge der Thoracopodien zeigt Athanas (und einige andere Eucyphidea), insofern als die jüngste Zoea von Thoracopod 5—7 nur Knospen, dagegen ein langes Thoracopod 8 hat, das später noch länger wird und sich erst beim Uebergang in die Decapodidperiode in ein Peräopod von gewöhnlicher Form verwandelt. — In weiter vorgerückter Gestalt schlüpfen die Larven von Sabinea, Sclerocrangon etc. aus: zuweilen geht die Abkürzung der Metamorphose fast bis zur Unterdrückung. Es gibt nicht bloß Species desselben Genus, sondern sogar

Individuen derselben Species, deren anfängliche Larvenform auf sehr verschiedener Entwickelungsstufe steht. Manche Süßwasserarten und -varietäten haben eine kürzere Metamorphose als ihre marinen Nächstverwandten (Palaemonetes), während dieser Unterschied in anderen Fällen nicht besteht (Caridina); auch Tiefseearten scheinen zur Abkürzung der Metamorphose zu neigen.

Sehr nahe mit der Metamorphose der meisten Eucyphidea stimmt die der Thalassiniden (Claus 1876 a, 1885, Sars 1884, Cano 1891 c, Thompson 1903 a) überein; nur ist bei der jüngsten Larve bisweilen (Gebia, Calliaxis, Naushonia) das 3. Thoracopod minder weit entwickelt.

Die jüngste Zoea der Anomuren (Claus 1876 a, Faxon 1879, Sars 1889, Cano 1893 b, Borradaile 1900, Thompson 1903 b, Issel 1908) hat folgende Merkmale: Stielaugen beweglich, Schild mit vorderem Medianstachel und jederseits einem Hintereckstachel; Länge der Stacheln sehr verschieden, vorderer Medianstachel zuweilen sehr lang (Porcellana), Hintereckstacheln selten fehlend; Pleomer 6 noch nicht frei; Thoracopod 1 und 2 funktionieren als Ruderbeine, und Thoracopod 3 tritt als Knospe hervor, während von den übrigen Beinen gewöhnlich noch nichts zu sehen ist. In den folgenden Zoeastadien (bei Eupagurus 4, bei Paguristes 2) entwickelt sich Thoracopod 3 zu einem Ruderspaltbein und die übrigen Beine sprossen hervor (Pleopod 6 nicht immer vorzeitig), die Thoracopodien jedoch mit direkter Entwickelung zur definitiven Form, so daß für die Mysisperiode hier 1 oder 2 Metazoeastadien eintreten. Der Uebergang der letzten Metazoea zum 1. Decapodidstadium ist sprunghaft: der Schild verliert die Stacheln, das Telson die larvale Gestalt, die Pleopodien beginnen zu rudern etc. Dies 1. oder auch erst das folgende Decapodidstadium (in dem für die Paguriden die Ausbildung der Asymmetrie und sonstige Anpassungen an das Leben in Schneckenschalen anfangen) heißt Glaucothoe. Die ausschlüpfende Larve von Birgus steht auf dem Stadium der von Eupagurus. Dagegen sind bei der jünsten Zoea von Lithodes Thoracopod 3—8, bei der von Galathodes und Paguristes auch die Pleopodien, um 1—2 Stadien weiter vorgeschritten.

Die Stadien der Zoeaperiode der Brachyuren (Claus 1876 a, Mercanti 1885, Cano 1891 b, e, 1892 a, b, 1893 a, b, c, Gurney 1902, Doflein 1904) gleichen denen der Anomuren; charakteristisch scheint für die Brachyuren besonders der mediane Rückenstachel auf dem Schilde zu sein; er wie auch der mediane Vorderrandstachel können sehr lang (Dorippe), aber auch ganz kurz (Maja) sein, und beide fehlen sogar zuweilen, wie auch die lateralen Hinterrandstacheln. Bei der jüngsten Zoea

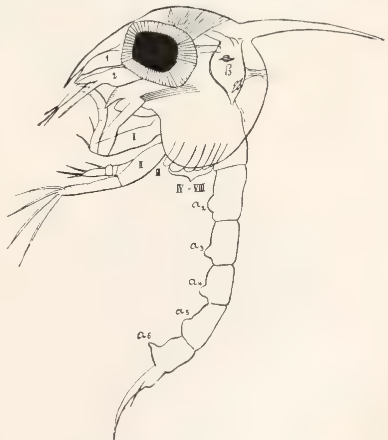


Fig. 348. Jüngste Zoea von **Maja** (nach Claus). *1* Antennule, *2* Antenne, *I*, *II* etc. Thoracopodien, *a* Pleonsegmente, *h* Herz.

(Fig. 348) sind das 3.—8. Thoracopodienpaar entweder noch ganz unentwickelt oder einige oder alle als Knospen angelegt; Pleopodienanlagen sind noch nicht da; das Telson ist meist gegabelt. Die folgenden Stadien unterscheiden sich von denen der Anomuren besonders durch die direkte Entwickelung des 3. Thoracopods; nur die den Anomuren nächststehende Familie der Dromiiden entwickelt am 3. Thoracopod, Dromia sogar auch am 4., ein Exopodit; so haben die Brachyuren noch weniger mysisartige Stadien als die Anomuren. Der Uebergang des auf die 2—3 Zoeastadien folgenden Metazoeastadiums in das 1. Decapodidstadium wird oft (Grapsidae, Goneplacidae) durch ein Stadium vermittelt, das fast alle decapodiden Merkmale mit einem nach Form und Bestachelung larvalen Schilde verbindet; dies Stadium, aber auch das folgende schon ganz decapodide, obwohl noch umherschwimmende, heißt Megalopa (Fig. 349).

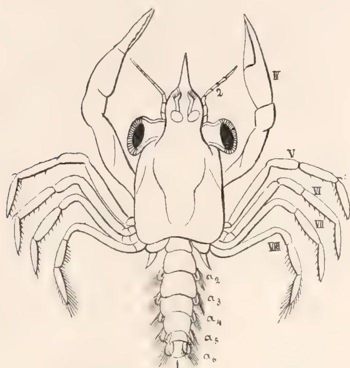


Fig. 349. Megalopalarve von **Portunus** mit gestrecktem Pleon (nach Claus). Bezeichnungen wie in Fig. 348.

Die Megalopastadien sind oft auf eines reduziert (Dorippe, Portunus, Corystes) oder können auch fehlen (Pinnixa). Bei blinden Tiefseearten sind die Zoea-, öfters auch folgende Stadien embryonal geworden, und die ausschlüpfenden Jungen der Süßwasserarten weichen nur noch in Pleon und Pleopodien von den Adulten ab.

Später als die meisten bisher genannten Gruppen schlüpfen die marinen Astaciden, Astacus (Hummer) und Nephrops (Huxley 1881, Sars 1884, Herrick 1895, Andrews 1904) aus dem Ei; man kann die 3 ersten Stadien als Mysisstadien bezeichnen, obwohl die Exopodite von Thoraco-

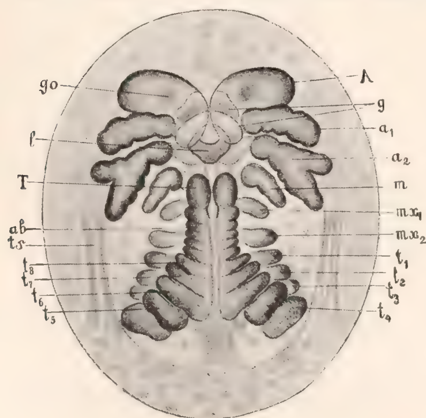


Fig. 350. **Potamobius**, Embryo mit den Knospen der Thoracopodien (Stadium H, nach Reichenbach). *A* Komplexaugen, *a 1* Antennulen, *a 2* Antennen, *ab* Pleon (in natürlicher Lage, rostrad über den Vorderteil des Thorax geklappt), *g* Gehirn, *go* Lobus opticus, *l* Epistom, *m* Mandibel, *mx 1*, *mx 2* 1. 2. Maxille, *T* Telson, *t* Thoracopodien, *t 1—3* Maxillipeden, *t 4—8* Peräopodien, *ts* Anlage des Rückenschildes.

pod 3—8 gegen die schon stark auf die definitive Form hinweisenden Endopodite zurücktreten; im 1. Stadium ist das Pleon beinlos, im 2. Stadium sprossen Pleopod 2—5, im 3. Stadium das Uropodienpaar hervor; das 4. Stadium, zwar noch pelagisch, ist bereits ein Decapodidstadium, in dem auch das breit ausladende, bei Nephrops jederseits in einen langen Haken ausgehende Larventelson sich bereits zur definitiven

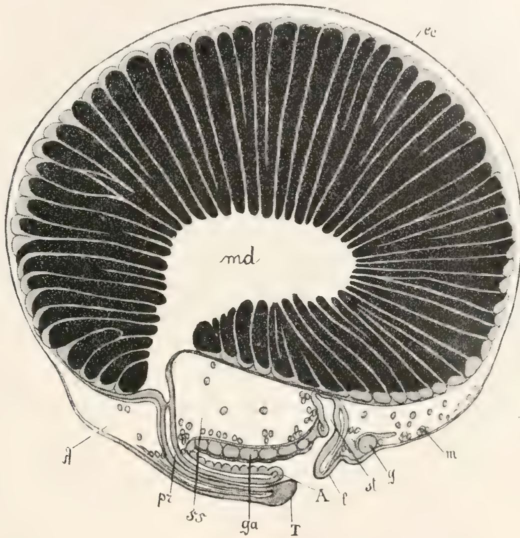


Fig. 351. **Potamobius,** das gleiche Stadium wie in Fig. 352, im medianen Längsschnitt (nach Reichenbach). *A* Anus, *ec* Ektoderm, *g* Gehirn, *ga* Ganglien des Bauchmarks, *h* Herzanlage, *l* Epistom, *m* Mesoderm, *md* Mesodäum, *pr* Proctodäum, *ss* Ventralsinus des Thorax, *st* Stomodäum, *T* Telson.

Form umgestaltet hat. Ganz verkürzt ist die Metamorphose der Astaciden des Süßwassers (Potamobius, Cambarus): der Embryo, von dem wir zwei ältere Stadien (nach Reichenbach 1877) abbilden (Fig. 350—353), verläßt das Ei in einer Form, die sich vom erwachsenen Tier im wesentlichen nur durch den Mangel von Pleopod 1 und 6 unterscheidet.

Auch die Larve der Loricaten (Claus 1863 b, 1876 a, 1884 a, Dohrn 1870 e, Cunningham 1891) verläßt das Ei auf einem vorgerückten Stadium, das wegen der Spaltbeinform seines 4.—6. Thoracopodienpaares einem Mysisstadium entsprechen mag. Indessen unterscheidet sich die Larve von anderen Decapodenlarven nicht bloß durch den flachen runden Rückenschild und den relativ großen und ebenfalls platten Thorax (woher ihr Name Phyllosoma, Fig. 354), sondern auch durch andere schwer verständliche Eigentümlichkeiten. Die Körperform läßt sich sehr wohl als eine Anpassung an den lange dauernden pelagischen Aufenthalt auffassen: denn mehr noch als die Schildstacheln den Zoeen anderer Decapoden erleichtert sie in Verbindung mit den langen, laterad gespreizten Thoraco-

podien den Phyllosomen das Schweben ohne Aufwendung von Muskeltätigkeit so sehr, daß die junge Larve der Antenne zum Rudern nicht bedarf und diese daher zu einem Anhang von geringerer Größe, als sie beim Embryo hat, zurückgebildet werden konnte. Rätselhaft aber ist, warum auch die hintere Maxille und mehr noch, warum das 1. Thoracopod, beide im Embryo bereits zu langen Anhängen ausgebildet, bei der jungen Larve verkümmert sind, und nicht weniger unverständlich ist es, warum bei ihr die im Embryo schon scharfe Segmentation des 7. und 8. Thoracomers und des Pleons, sowie die knopfförmigen Anlagen des 7. und 8. Thoracopods nach dem Ausschlüpfen geschwunden sind. Erst in späteren, immer noch die Merkmale der Mysisperiode tragenden Stadien entwickeln sich die rückgebildeten Gliedmaßen von neuem, segmentiert sich das Pleon wieder und erhält die Pleopodien. Phyllosoma ist daher, besonders in den jüngeren Stadien, stärker cänogenetisch als andere Decapodenlarven. Die Larve macht während ihres pelagischen Lebens eine große Zahl von Häutungen durch; Uebergangsstadien zwischen dem letzten, den Phyllosomatypus noch bewahrenden pelagischen Stadium und dem jüngsten litoralen Decapodid sind nicht beobachtet; vielleicht gibt es solche nicht und die Verwandlung findet plötzlich bei einer Häutung statt.

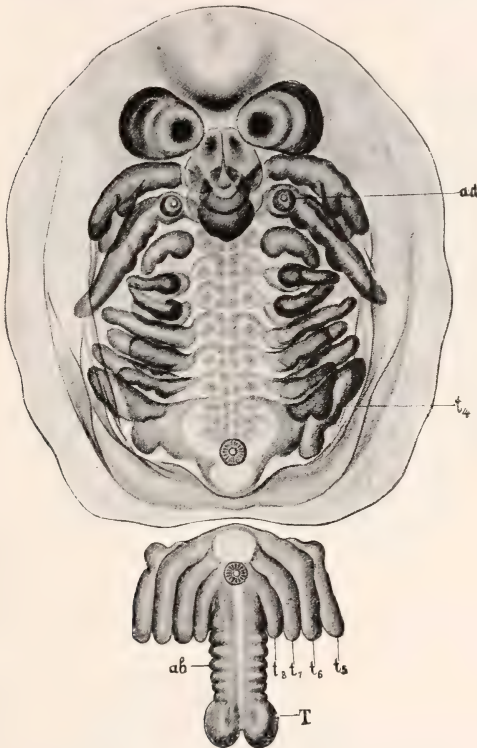


Fig. 352. **Potamobius**, Embryo mit den Anlagen sämtlicher Gliedmaßen. *ab* Pleon, *ad* Antennenniere, *t4*—*t8* Peräopodien (*t4* Scherenbein), *T* Telson. Der Hinterteil des Thorax mit den Thoracopodien 4—8 und dem Pleon ist abgeschnitten und zurückgelegt (nach Reichenbach).

Stomatopoda (Claus 1871, Brooks & Herrick 1892, Giesbrecht 1910). Die Larven, die sowohl durch die Art, wie sich die Bildung des Thorax vollzieht und durch die Stielaugen, als durch das sekundäre

Larvenmerkmal des großen bestachelten Schildes sich als Zoeen erweisen, beginnen die Metamorphose in zwei Formen von recht verschiedenem Bau. Die junge Antizoea (von Lysiosquilla, Fig. 356) hat einen voll-

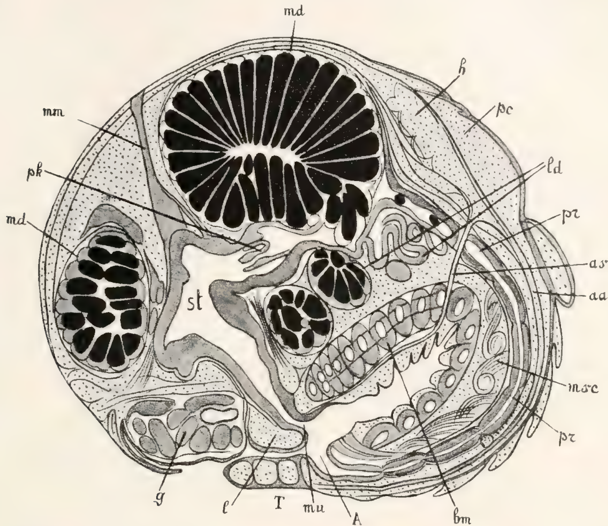


Fig. 353. **Potamobius,** reifer Embryo im medianen Längsschnitt (nach REICHENBACH). *A* Anus, *aa* Arteria dorsalis pleica, *as* Art. descendens, *bm* Bauchmark, *g* Gehirn, *h* Herz, *l* Epistom, *ld* Coeca des Mesodäums, *md* Mitteldarmaussackungen, *mm* Muskeln des Kaumagens, *msc* Muskeln im Pleon, *mu* Mund, *pc* Pericard, *pk* Pylorusklappe, *pr* Proctodäum, *st* Stomodäum, *T* Telson.

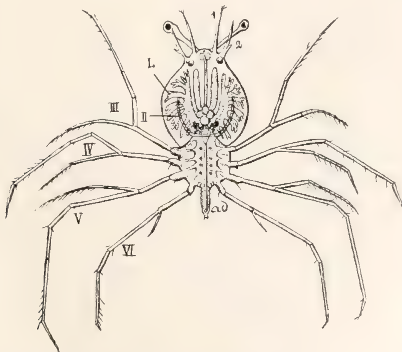


Fig. 354. Phyllosomalarve von **Palinurus** (nach CLAUS). *1* Antennula, *2* Antenne, *II—VI* Thoracopodien, *ad* Pleon, *L* Darmcoeca.

ständig segmentierten Thorax, dessen vordere 5 Segmente je 1 Paar spaltästiger Ruderbeine tragen; vom Pleon sind noch keine oder nur die vordersten Segmente abgegliedert; die Komplexaugen sind noch nicht gestielt, die Antennulen naupliusartig, die Antennen einästig. In den folgenden Stadien gliedern sich die 6 Pleonsegmente in normaler Folge ab und erhalten die Pleopodien, deren vordere 5 Paare die Ruderfunktion von den sich unter Verlust der Exopodite in die Maxillipeden umbildenden Thoracopodien übernehmen; die Augen werden gestielt, die Antennulen spalten sich in Geißeln, die Antennen erhalten das Endopodit; zuletzt beginnen die 3 hinteren Thoracopodienpaare hervorzusprossen. Die junge Pseudozoea (Squilla etc., Fig. 355), die sich während ihrer ersten beiden propelagischen Stadien von Eidotter nährt, ehe sie pelagisch wird, hat dagegen einen, mit Ausnahme des 6. Pleomers, vollständig segmentierten Rumpf, am 1. und 2. Thoraxsegment je 1 Maxillipedenpaar von definitivem Bau und an den vorderen 4 oder 5 Pleonsegmenten je 1 Ruderbeinpaar; die Augen sind gestielt und die Antennulen gegabelt. In den folgenden Stadien sprossen in normaler Folge und direkter Entwickelung die Thoracopodien des 3. bis 8. Paares und das Uropod hervor, und die Antennen erhalten das Endopodit. So erreichen die beiden sehr verschiedenen Anfangsstadien nach ca. 5 Häutungen durch konvergente Entwickelung die Periode der bei allen Stomatopoden übereinstimmend gebauten Synzoea-Stadien, in der die begonnene Zusammendrängung der vorderen 5 Thoraxsegmente sich fortsetzt und die 3 hinteren Thoracopodien und die Pleopodienkiemen ausgebildet werden. Bei der Häutung des letzten Larven- zum 1. Stomatopodid-Stadium wird die bisherige Kontinuität der Metamorphose durch eine der Aenderung der Lebensweise entsprechende allgemeine Formänderung unterbrochen. Von älteren Larvennamen seien Alima (zu Squilla) und Erichthus (zu den übrigen Gattungen gehörig) erwähnt: die Zugehörigkeit der vorgerückteren Stadien zu den einzelnen Genera wird durch Namen wie Gonerichthus, Lysierichthus etc. ausgedrückt, und noch andere Namen sind für Larven von zweifelhafter Zugehörigkeit im Gebrauch.

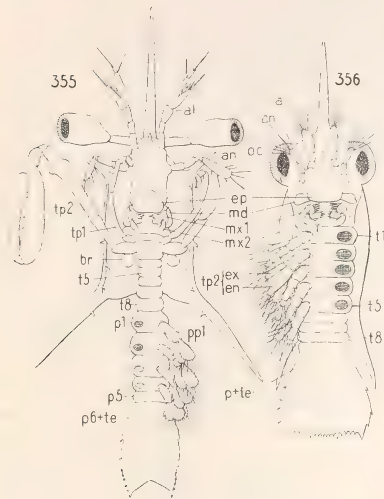


Fig. 355. Jüngstes pelagisches Pseudozoeastadium von **Squilla.** Fig. 356. Jüngstes pelagisches Antizoeastadium von **Lysiosquilla.** *al* Antennula, *an* Antenne, *br* Kieme, *ep* Epistom, *md* Mandibel, *mx1*, *mx2* 1., 2. Maxille, *oc* Komplexauge, *p* Pleon, *p1—6* Pleonsegmente, *pp1* 1. Pleopod, *t1—8* Thoraxsegmente, *te* Telson, *tp1*, *tp2* 1., 2. Thoracopod.

XII. Phylogenie.

Die in den vorigen Kapiteln gegebene Darstellung der Crustaceen-Morphologie setzt die Hypothese voraus, daß die Crustaceen (wie auch die übrigen Arthropoden) von annelidenartigen Vorfahren abstammen. Diese von Hatschek (1878) begründete Hypothese stützt sich: 1) auf anatomische Uebereinstimmung zwischen Crustaceen und Anneliden in der Lagebeziehung von Nervensystem und Darm und im Bau des ganzen Nervensystems und der Nephridien, 2) auf ontogenetische Uebereinstimmung zwischen Crustaceen und Anneliden in Art und Folge der Entstehung der Metamere (beide Uebereinstimmungen wären als Resultate konvergenter Entwickelung nicht erklärlich), 3) auf die Tatsache, daß der Organismus der Anneliden primitiver, weil homonomer, gebaut ist als der der Crustaceen, deren Homonomie der Differenzierung in verschiedenem Maße gewichen ist.

Diejenige Gruppe der Crustaceen nun, die in den genannten Beziehungen die meiste Aehnlichkeit mit Anneliden zeigt, muß man als die primitivste, den Organismus des Vorfahren am treusten widerspiegelnde betrachten. Das sind die Phyllopoden (Dohrn 1871): bei keiner anderen Krebsgruppe ist die Strickleiterform des Bauchmarks so typisch, die Abfolge in der Ontogenese der Metamere so regelmäßig, die Homonomie der Metamere und Podien des Rumpfes so weitgehend.

Dieser Charakter der Primitivität des Phyllopoden-Organismus erlaubt uns nun, auch seine übrigen Eigenschaften als primitiv, d. h. als altes Erbe, vorauszusetzen, solange sich nicht von ihnen nachweisen läßt, daß sie bei irgendwelchen Crustaceen, sei es bei adulten, sei es während der Ontogenese, in noch primitiverer Form auftreten. Daher ist von den Merkmalen der Phyllopoden unter anderen auch die von keinem anderen Krebs erreichte hohe Zahl der Rumpfmetamere als primitiv anzusehen und somit anzunehmen, daß der annelidenartige Vorfahr der Crustaceen eine hohe Zahl von Metameren besaß.

Durch die vorstehende Ueberlegung werden von der Stammvaterschaft der Crustaceen nicht nur der Nauplius (Müller 1864) und erst recht unsegmentierte (rotatorienartige) Tierformen (Fernald 1890, Kennel 1891, Carpenter 1905) ausgeschlossen, sondern auch annelidenartige Tiere von geringer Metamerenzahl (Dinophilus; Canu 1892, Schimkewitsch 1900) und selbst von etwas höherer Zahl, wie Autoren, die einen copepodenartigen Urkrebs annehmen (Sars 1887 c, Hartog 1888), sie voraussetzen müssen.

Allerdings sind die Vorfahren der Crustaceen einmal Tiere ohne Segmentierung oder mit geringer Metamerenzahl gewesen; daß aber die Ausbildung des Crustaceentypus bereits bei einer Stammform mit wenigen Metameren begonnen hätte, ist schon darum unwahrscheinlich, weil diese Stammform, die sich auf den phylogenetischen Weg zu höherer Differenzierung begab und dies Ziel durch Neubildung und Umbildung von Metameren und zugehörigen Organen anstrebte, gerade in denjenigen Deszendenten (Phyllopoden) den geringsten Grad von Differenzierung erreicht haben würde, in denen die Vermehrung der Metamere den höchsten Grad aufweist. Es wäre schon aus diesem Grunde plausibler, die Crustaceen von einer metamerenreichen Stammform abzuleiten, deren

Metamerenbildung dann bei den Deszendenten beschränkt wird je nach dem Bedürfnis, das sich aus Art und Grad ihrer Differenzierung ergibt und also um so weniger beschränkt zu werden braucht, je geringer der Fortschritt der Differenzierung ist.

Auch der Versuch, die einzelnen Zweige der Crustaceen je nach ihrer Metamerenzahl aus annelidenartigen Vorfahren von gleicher Metamerenzahl hervorgehen zu lassen, erscheint aussichtslos, denn trotz seiner Modifikationen weist der Organismus der Crustaceen eine so große Einheitlichkeit auf, daß man eine allen Crustaceen gemeinsame Stammform annehmen, polyphyletischen Ursprung ausschließen muß.

Die Abkunft der Crustaceen von einer vielgliedrigen, annelidenartigen Stammform, die bereits in der 1. Auflage dieses Buches vertreten und unter Abweisung der sogenannten Nauplius-Theorie eingehend begründet wurde, bildet auch für Claus 1885, 1888, Korschelt & Heider 1892, Grobben 1892, Haeckel 1896, Goodrich 1897, Lankester 1904, Handlirsch 1906 die Grundlage für die Konstruktion des Urkrebses, für die Auffassung von den phyletischen Beziehungen zwischen seinen Deszendenten und für die Herleitung der Eigenschaften der Crustaceen von denen der Anneliden.

Wir bezeichnen nun die ganze Folge von Generationen vom Beginn der Umformung des Stammannelids in den Crustaceentypus bis zu ihrer Spaltung in die einzelnen Abarten dieses Typus als Protostraca (Claus 1885) und nennen dementsprechend die unmittelbaren Vorfahren der einzelnen Gruppen der Crustaceen: Protophyllopoden, Protocopepoden, Protomalacostraken etc.

Für die einstige Existenz von protostrakenähnlichen Tieren liefert die Paläontologie keine Belege: außer Trilobiten lebten typische Vertreter rezenter Krebsordnungen bereits, als die allerältesten paläozoischen Schichten sich absetzten. Auch für die Beurteilung der späteren Phylogenese der Krebse lassen sich aus den fossilen Resten keine Direktiven gewinnen; gleichwohl möge hier eine kurze Notiz über das erste Auftreten der einzelnen Typen folgen. Zu den ältesten Fossilien gehören die Phyllopoden (in allen drei Haupttypen; zunächst marin, seit dem Silur ausschließlich in Binnengewässern), Ostracoden (Podocopa etwas früher als Myodocopa; Vertreter rezenter Genera reichen bis ins Untersilur: Süßwasserarten erst im Obercarbon), Cirripedien (Pedunculata; sichere Operculata erst aus der Kreide) und vielleicht Leptostraken (wie nahe die als Phyllocarida oder Archaeostraca beschriebenen Fossilien mit Leptostraken verwandt sind, läßt sich nicht entscheiden). Darauf treten in carbonischen Süßwasserschichten die Anomostraken (einige der als Syncarida beschriebenen Arten gehören sicher dazu) und die ersten zweifellosen Schizopoden auf. Es folgen im Perm die Decapoden (mit den Macruren beginnend), im Jura die Isopoden und Stomatopoden und im Tertiär die Amphipoden. Fossile Copepoden, Branchiuren, Cladoceren, Anisopoden, Sympoden, Dichelopoden wurden bisher nicht gefunden (Pompeckj 1912).

Wir machen uns nun von den Protostraken und ihrer phyletischen Entwickelung folgendes hypothetische Bild.

Der langgestreckte Körperstamm war in eine große Zahl sehr homonomer Metamere gegliedert, aber kaum in Regionen abgeteilt.

Die vorderen Metamere, von denen das erste aus dem Prostom, das zweite aus dem Peristom der Anneliden hervorgegangen sein mochte (cf. Goodrich 1897, Heymons 1901), verschmolzen nach und nach miteinander zum Kopfsegment, in das schließlich auch die beiden Maxillenmetamere (als 5. und 6.) aufgenommen wurden; dabei rückte die Mundöffnung caudad, bis sie zwischen die Mandibeln zu liegen kam (Lankester 1904).

Die folgenden Metamere blieben mit dem Kopfsegment und miteinander in Artikulation. Der Rand des dorsalen Integumentes der Segmente bildete hinten und an den Seiten einen Saum, der sich am Kopfsegment zu einer Duplikatur verbreiterte; vielleicht diente sie zur Vergrößerung der Atemfläche des Kopfes (Kopfkieme), als die Cephalopodien ihre respiratorischen Lappen verloren. Diese Kopfhautduplikatur dürfte aber einstweilen nicht die Form eines Schildes oder einer Schale gehabt haben. Denn derartig differenzierten Formen der Duplikatur kann man ein so hohes phylogenetisches Alter nicht zusprechen, weil sie bei den Deszendenten jedes Hauptastes der Protostraken nebeneinander auftreten: wir finden Schild, Schale und Mangel der Duplikatur nicht bloß bei Abkömmlingen der Protomalacostraken und Protocopepoden, sondern auch bei den so nahe miteinander verwandten drei Gruppen der Phyllopoden. Wollte man daher den Protostraken einen Rückenschild zuschreiben, so müßte man bei ihren Deszendenten teils Rückbildung, teils Umformung in die zweiklappige Schale durch Konvergenz annehmen. Die Annahme konvergenter Entwickelung ist allerdings durch die Art des Auftretens der Duplikaturformen geboten; dabei geht man aber besser von der Annahme eines indifferent geformten (sich auch an anderen Segmenten zu Epimerenplatten ausbildenden) Organs aus als von der schon differenzierten Schildform. (Ein ähnlicher Grund nötigt zur Annahme konvergenter Entwickelung auch noch für andere Organe: Umbildung von Thoracopodien in Maxillipeden, Retinacula, Brutplatten etc.)

Jedes Rumpfmetamer trug ein Paar von Blattbeinen, das aus den ventro-mediad zusammenrückenden Parapodien des Stammannelids entstand. (Wie das etwa geschah, ist strittig; während Lankester 1881, 1904 und Korschelt & Heider 1892 die ventrale Hälfte des Parapods für das Endopodit und die Endite, die dorsale für das Exopodit und die Epipodite beanspruchen, leitet Thiele 1905 Proto- und Endopodit vom Parapodstamm und das Exopodit von einem dorsalen Anhang, etwa einem Cirrus, ab und betrachtet die Epipodite als Neuerwerb.) Diese Rumpfbeine, einander ähnlich, caudad kleiner werdend oder auch verschwindend, waren und blieben zunächst flache Ruderorgane mit unvollkommenen Gelenken und mit respiratorischer Funktion besonders in ihren lateralen Lappen. Das hinterste Metamer, dem Pygidium der Anneliden entsprechend, trug niemals Podien, wohl aber zu beiden Seiten des Afters einen beweglichen Anhang (Furca). Unter den vier hinteren Paaren von Cephalopodien änderten während der Verschmelzung der Metamere zuerst und am entschiedensten die des 3. und 4. Cephalomers ihre Gestalt: sie verwandelten sich in Spaltbeine (als welche sie auch den jüngsten Larven nötig waren, S. 229), und ihre Endite wurden bei der Nahrungsaufnahme verwendet, zuerst die der Antenne, darauf und definitiv die der Mandibel. In geringem Grade entfernten sich, infolge

ihrer Beteiligung an der Ernährung, dagegen die Podien des 5. und 6. Cephalomers (Maxillen) von der ursprünglichen Blattbeinform. Die beiden vordersten Cephalomere trugen zunächst je ein Paar einander ähnliche, aus nur einer Gliedreihe bestehende Fühler, hervorgegangen vielleicht aus den Tentakeln des Prostoms und einem Cirrenpaar des Peristoms, von denen das erste Paar (Praeantennula) schon sehr bald von den Komplexaugen beansprucht und in die Augenstiele verwandelt wurde, während sich am zweiten (Antennula) die Organe des Tast- und chemischen Sinnes ausbildeten.

Das Ektoderm verlor bei seiner stärkeren Chitinisierung erklärlicherweise die Wimperung; warum diese aber völlig aus dem Organismus der Protostraken verschwinden mußte, ist noch immer ein Problem. Mit der derberen Inkrustierung der Körperhaut, mit dem beginnenden Gegensatz zwischen harten Skeletteilen und weichen Gelenkhäuten und mit der Umwandlung der Paropodien in abgegliederte Podien differenzierte sich auch die Muskulatur, die etwa nur in den einfacher gebauten und podienlosen hinteren Metameren noch Aehnlichkeit mit der Annelidenmuskulatur bewahrte. — Am Mitteldarm mögen zunächst metamerweise verteilte Coeca vorhanden gewesen sein; jedenfalls gab es Coeca an seinem Vorder- und Hinterende. — Das von den Anneliden her überkommene strickleiterförmige Bauchmark mit seinem Ganglienpaar in jedem Metamer wurde während der phyletischen Entwickelung der Protostraken nicht wesentlich modifiziert; bei der Verschmelzung der vorderen Metamere zum Kopfsegment aber vereinigte sich das Ganglienpaar des Prostoms (Protocerebrum) mit dem des Peristoms (Deuterocerebrum), und auch bei dem des 3. Metamers zeigte sich die Tendenz rostrader Verschiebung. Ferner entstanden die Komplexaugen, und die ihnen zugehörigen Teile des Protocerebrum schwollen zu den Lobi optici an. Wohl noch früher als sie stellten sich Becherauge und Frontalorgane ein, jenes aus zusammengerückten einfachen Augen des Stammanneliden, diese aus Anhängen seines Prostoms hervorgegangen.

Die streng segmentale Verteilung der Ostienpaare des schlauchförmigen, durch den ganzen Rumpf und bis in den Kopf hinein reichenden Herzens, die sich bei Phyllopoden und Stomatopoden findet, ist schon bei den Protostraken vorauszusetzen, und der Versuch, die Ostien aus Annelidenorganen herzuleiten, wird durch ihre segmentale Anordnung aufgedrängt. (Lankester 1904 führt die Ostien auf die Mündungen der lateralen Venen des Rückengefäßes der Chätopoden zurück, die sich erweiterten und mit ihren gleich- und gegenseitigen Nachbarn verschmolzen, indem die sich berührenden Teile der Venenwände obliterierten; aus den vereinigten Venenwänden wurde zugleich das Pericardseptum gebildet.) Die ebenfalls segmentale Anordnung der bei Stomatopoden und Isopoden vom Herzen entspringenden paarigen Arterien legt auch deren Ableitung aus Chätopodengefäßen nahe. Indessen scheint einstweilen nur die Annahme gerechtfertigt, daß von dem Gefäßsystem des Stammchätopoden auf die Protostraken das schlauchförmige Rückengefäß mit seiner caudo-rostraden Blutströmung übergegangen ist, während man für Ostien, Arterien und Pericard die Hypothese selbständiger Entstehung während der Phylogenese der Protostraken nicht ohne weiteres abweisen kann. Ob nun aber die Protostraken die segmentalen Ostien- und Arterienpaare ererbt oder erworben haben,

jedenfalls nehmen wir an, daß sie sie besaßen, als sie sich in die Crustaceenzweige spalteten.

Von den zahlreichen Nephridienpaaren der Anneliden verkümmerten die meisten oder gingen ganz zugrunde. Ihre primäre Funktion als Exkretionsorgane und zugleich einen dem ererbten nicht unähnlichen Bau bewahrten sich nur die beiden Paare der Metamere der Antenne und hinteren Maxille; andere bestanden in ihrer sekundären Funktion als Gonodukte fort. — Die Ovare und Testes, diöcisch verteilt, konzentrierten sich mehr und mehr und wurden auf ein einziges Paar von Keimlagern beschränkt, dessen Produkte aber nach wie vor von mehreren Paaren von Gonodukten ausgeführt wurden. Zu dieser Annahme führt folgende Ueberlegung. Da man die Lage der Genitalöffnungen der Phyllopoden im 11. Rumpfmetamer (oder noch weiter hinten) als primitiv anzusehen hat, die Gonodukte bei allen anderen Deszendenten der Protostraken aber weiter vorne münden, so muß man den Protostraken entweder nur ein Paar im 11. Metamer (oder noch weiter hinten) gelegene Oeffnungen zuschreiben, die dann bei den Deszendenten nach vorne wanderten, oder aber mehrere Paare, die dann bei den Deszendenten bis auf eins obliterierten. Nun ist eine rostrade Verlegung der Oeffnungen aber nur unter besonderen Bedingungen annehmbar, nämlich wenn das ursprüngliche Genitalmetamer bei den Deszendenten gar nicht mehr abgegliedert wird (in welchem Fall die Gonoduktmündungen in das letzte noch abgegliederte Metamer rücken müssen, wie bei Cladoceren, Ostracoden, Branchiuren), oder wenn Verschmelzung des Genitalmetamers mit vorhergehenden Metameren eine rostrade Wanderung der Oeffnungen ermöglicht. Da diese Bedingungen bei Copepoden, Leptostraken und Malacostraken nicht erfüllt sind, so ist anzunehmen, daß die Protostraken sich die ererbten Gonodukte und Oeffnungen in mehreren Metameren bewahrten und daß diese erst bei ihren Deszendenten auf nur ein (je nach der Gruppe, zuweilen auch nach Geschlecht verschieden gelegenes) Paar reduziert wurden. Diese Hypothese hat freilich die Konsequenz, daß man noch bei den Protophyllopoden mehrere Paare von Gonodukten voraussetzen muß.

Die ursprünglich sehr jung, nach kurzer Embryogenese, ausschlüpfende bewimperte Larve (Trochophora) des Stamm-Chätopoden war nicht segmentiert. Als sie nun bei ihrer Umwandlung in die Protostraken-Larve die Wimperung und damit die Lokomotionsfähigkeit verlor, mußte das ihr entsprechende Stadium ins Ei verlegt werden. Die Verlegung der Ontogenese ins Ei dehnte sich auch auf die nächstfolgenden Stadien aus, so weit, bis die Larve mit ausreichenden Lokomotionsorganen das Ei verlassen konnte. Dieser Zustand trat ein, als das 3. und 4. Cephalomer (die Metamere der künftigen Antenne und Mandibel) aus der analen Knospungszone hervorgegangen und ihre Parapodien so weit in Podien umgewandelt waren, daß sie der Larve als Schwimmorgane dienen konnten. Die Umwandlung dieser beiden Parapodien geschah wohl nicht über die Zwischenstufe des Blattbeins (das die Podien der Rumpfmetamere durchmachten), sondern direkt, damit die vollkommenste Form des Ruderbeines, das Spaltbein, um so bälder erreicht werde: auch wurde zur schnelleren Erlangung der Schwimmfähigkeit das ursprünglich als Sinnesorgan funktionierende, in die Antennulen sich umbildende Cirren-

paar bei den jüngeren Larven transitorisch in den Dienst der Lokomotion gezogen. Auf diese Weise nahm die Larve der Protostraken schon frühe die Gestalt des Nauplius (s. oben S. 196) an, in der die Protostraken von nun an ausschlüpften, um darauf in einer langen und kontinuierlichen Metamorphose zur adulten Form heranzuwachsen. — Die Form einer äußerlich nicht segmentierten Larve, deren Körperstamm gleichwohl aus 4 Cephalomeren und dem analen Rumpfstück mit seiner Knospungszone besteht und sich mit 3 Paar Podien schwimmend bewegt, behielt das jüngste freie Entwickelungsstadium bei, bis die Protostraken sich in die Crustaceentypen differenzierten, und bei manchen dieser Typen bis jetzt. Der Nauplius der Crustaceen ist daher zwar nicht palingenetisch als Wiederholung der Geschlechtsform der Protostraken, wie man meinte, wohl aber als Wiederholung ihrer jüngsten Larvenform. In der langen Dauer der phyletischen Periode, während der die Vorfahren der Krebse als Nauplien ausschlüpften, mag mit der Grund liegen, warum dies Stadium zu der charakteristischen Krebslarve wurde, das sich auch da noch markiert, wo es mit den folgenden Stadien ins Ei verlegt ist. Vielleicht ließen sich auch die von Schimkewitsch (1900) betonten Unterschiede zwischen der Ontogenese der nauplialen und metanauplialen Körperregion der Krebse hierauf zurückführen; die naupliale Region entstand seit so langer Zeit embryogenetisch, also unter ganz anderen Bedingungen als die metanaupliale, sich in einer schwimmenden Larve entwickelnde, daß dieser Unterschied auch bei denjenigen Krebsen nicht verschwand, bei denen die Ontogenese der metanauplialen Region ebenfalls, aber viel später ins Ei verlegt wurde.

Nach dieser Konstruktion der Protostraken und ihrer phyletischen Entwickelung aus chätopodenartigen Vorfahren wenden wir uns der Ableitung der verschiedenen Krebstypen aus dieser Stammform zu, deren Ergebnisse das nachstehende Schema (S. 231) veranschaulichen soll.

Wenn vorher bemerkt wurde, daß unter den Deszendenten der Protostraken die Phyllopoden den Vorfahren am nächsten stehen, so ist davon vielleicht für die Trilobiten oder doch einen Teil von ihnen eine Ausnahme zu machen. Wenigstens bietet uns ihre (allerdings sehr unvollkommen bekannte) Organisation kein Merkmal, das der Annahme einer sehr engen Verwandtschaft mit den Protostraken widerspräche, und die Form und Größe ihrer 4 hinteren Cephalopodienpaare stellt sie fast näher zu den Protostraken als die Phyllopoden. Sie freilich mit hochentwickelten Protostraken identisch zu setzen und sie somit als direkte Vorfahren der Crustaceen anzusprechen (Haeckel 1896, Handlirsch 1906), ist schon wegen der mangelhaften Kenntnis von ihrem Bau eine sehr unsichere Annahme, die man um so mehr ablehnen muß, weil die Spaltbeinform der hinteren Cephalopodien und der Rumpfbeine über den Protostrakentypus hinausweist.

Von den Trilobiten also abgesehen, kann man an der phyletischen Differenzierung der Protostraken in die Crustaceen drei Hauptrichtungen unterscheiden. In der einen wurde die Organisation der Protostraken im ganzen beibehalten; ihre Abänderungen betrafen nur wenige Merkmale, ohne sehr tief zu gehen: Phyllopoden. In der

zweiten Richtung modifizierte sich der Protostrakenorganismus durch Verarmung; Körpergröße und Metamerenzahl ging stark zurück, die Organe hielten sich meist nicht mehr auf der schon erreichten Differenzierungsstufe; manche bildeten sich in Anpassung an ganz spezielle Bedingungen einseitig aus, andere wurden ganz rudimentär: die übrigen Entomostraken. In der dritten Richtung bewegte sich die Entwickelung der Protostraken aufsteigend: die Organe wurden zentralisierter, zugleich mannigfaltiger in ihrem Bau und reicher in ihrer feineren Struktur: Malacostraken. Welcher von den diesen drei Richtungen entsprechenden Hauptzweigen, ob die Protophyllopoden mit ihren vielen homonomen Metameren und Blattbeinen und dem

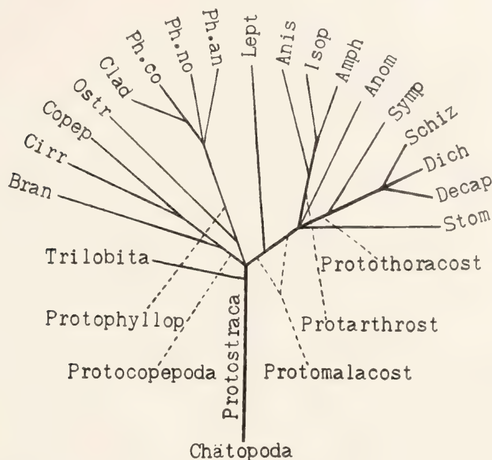


Fig. 356. Schema der phyletischen Differenzierung der Crustaceentypen.

Strickleiterbauchmark, oder die Protocopepoden mit ihren primitiven Mundgliedmaßen, oder die Protomalacostraken mit ihrem (auf die Stomatopoden übergegangenen) langen, ostienreichen Herzschlauch, sich früher als die anderen vom Protostrakenstamm abgelöst hat, läßt sich wohl nicht entscheiden.

In allen drei Richtungen stellte sich eine Reduktion der Metamerenzahl ein; die Produktion der Knospungszone wurde sistiert, sobald die der Differenzierungsstufe entsprechende Zahl erreicht war. Bei den wenig über die Protostraken hinaus fortgeschrittenen Phyllopoden geschah dies in beschränkter und zugleich schwankender Weise, so daß die Zahl der Metamere selbst bei verwandten Gattungen verschieden sein kann. Immer bleibt sie hoch, und dies Merkmal, ferner die ebenfalls primitive Form der Rumpfbeine und des Bauchmarks sind in Verbindung mit dem reduzierten Bau der Cephalopodien und der Lage der Genitalöffnungen (im 11. und folgenden Rumpfmetameren) das, was den Protophyllopodenast charakterisiert. Seine drei Zweige sind am auffälligsten durch die Form der

Kopfhautduplikatur gekennzeichnet, indessen dürfte keine von den drei Modifikationen (Rückenschild, zweiklappige Schale, Mangel der Duplikatur) unverändert von den Protostraken her ererbt worden sein. Spezielle primitive Eigenschaften der Anostraken sind das besonders lange, aus vielen Cardiomeren bestehende Herz und die Stielaugen, und für die Conchostraken die Spaltbeinform der Antenne. In den Anostraken-Genera Branchipus und Artemia glaubte Schmankewitsch Objekte für experimentelle Phylogenie gefunden zu haben: es schien, daß die beiden Genera sich durch Aenderungen des Salzgehaltes eines ins andere verwandeln ließen, was indessen nach Samter & Heymons (1902) nicht der Fall ist.

Grobben (1892) läßt aus den drei Zweigen des Phyllopodenstammes die übrigen Crustaceen hervorgehen, und zwar die Ostracoden und Cladoceren aus gemeinsamer Wurzel mit den Conchostraken, die Copepoden, Cirripedien und Branchiuren mit den Notostraken, die Lepto- und Malacostraken mit den Anostraken. Wir haben uns dieser Hypothese im Prinzip nicht anschließen können, sind aber in einigen Punkten zu ähnlichen phylogenetischen Ergebnissen gekommen.

Die Vertreter der zweiten der vorher angeführten Kategorien von Protostrakendeszendenten, die übrigen Entomostraken, sind alle auf eine geringe Zahl von Rumpfmetameren und eine noch geringere von Gliedmaßen und Ganglien reduziert; von Blutgefäßen haben sie höchstens ein kurzes Herz übrig behalten, und die Komplexaugen sind vereinfacht, wenn nicht geschwunden. Für die Beurteilung der phyletischen Beziehungen der Unterordnungen dieser Gruppe erscheint es maßgebend, ob sie Eigenschaften von primitiverem Charakter haben, als er den entsprechenden Eigenschaften der Phyllopoden zukommt. Unterordnungen mit solchen Eigenschaften wird man vom Protostrakenstamm selbst, die anderen aber entweder von direkten Vorfahren jener Unterordnungen oder von Phyllopoden herleiten müssen.

Solch primitive, auf einen älteren Ursprung hinweisende Merkmale besitzen nun besonders die Copepoden im Bau ihrer Cephalopodien: die von den Protostraken her überkommene Spaltbeinform der Mandibel ist typischer ausgebildet als bei irgendwelchen anderen Crustaceen, und ebenso primitiv ist die Form der Vordermaxille. Die Protocopepoden haben sich daher direkt von den Protostraken abgezweigt. Die genannten Merkmale blieben nur dem einen der beiden Hauptzweige der Copepoden, den Gymnoplea, erhalten; diese bewahrten sich außerdem ein Herz, während sie eine andere Eigentümlichkeit, die man den unmittelbaren Vorfahren der Copepoden zuschreiben muß und die sich auf die Podoplea vererbt hat, einseitig oder ganz einbüßten, nämlich die Umformung beider Antennulen der ♂ in Kopulationsorgane (Claus 1893 c, Giesbrecht 1899).

Die Unterordnungen der Cladoceren, Ostracoden und Cirripedien (im Cyprisstadium) haben das Gemeinsame, daß ihre Kopfhautduplikatur eine zweiklappige Schale bildet. Es wurde indessen S. 227 dargelegt, daß die Form dieses Organs keinen beträchtlichen phyletischen Wert hat. Daher leiten wir die Ostracoden trotz dieses Merkmals nicht von conchostraken Phyllopoden ab, um so weniger, als ihre Cephalopodien (wenn auch nicht so protostrakenartig wie die der Copepoden) viel primitiver sind als die der Phyllopoden; vielmehr dürften sich die Ostracoden vom Protostrakenstamm abgezweigt

haben, als dieser in der Richtung auf die Phyllopoden etwas über die Abgangsstelle der Copepoden hinausgewachsen war. Auf die Myodocopa sind mehr primitive Charaktere übergegangen als auf die Podocopa (Müller 1894).

Die Cladoceren und Cirripedien stehen dagegen mit den Phyllopoden etwa auf gleicher Stufe in der Vereinfachung der Cephalopodien, und die Cladoceren zeigen zudem in der Spaltbeinform der Antennen und auch im Bau der Rumpfbeine solche Aehnlichkeit mit den Conchostraken, daß man sie als mehrfach reduzierten Sproß des Conchostrakenzweiges betrachten darf. Diesen am nächsten stehen die Cladocera ctenopoda, während die C. onychopoda und haplopoda sich im Bau der Schale und der Rumpfbeine am weitesten von der primitiven Form entfernen.

Bei der Beurteilung der Phylogenese der Cirripedien ist die Cypris, als das letzte freie Stadium, von besonderer Wichtigkeit; aber weder die Schale noch die Verkümmerung der Cephalopodien ist so hoch zu bewerten wie die unverkennbare Aehnlichkeit mit Copepoden. Die Cirripedien dürften sich von den Protocopepoden abgezweigt haben, als deren Rumpfmetamere auf die definitive Zahl vermindert und die vorderen 6 davon mit Spaltbeinen ausgestattet waren, aber noch ehe sich das 1. Rumpfbein in ein Stabbein (Maxilliped) verwandelt hatte. Mit dem Uebergang der Protocirripedien zur festsitzenden Lebensweise begannen Umformungen an den adulten Tieren (besonders Ausbildung des Gehäuses, Verkümmerung der Cephalopodien und der beinlosen hinteren Rumpfmetamere, Uebergang zum Hermaphroditismus), die zum Teil auch auf die ältesten Larvenstadien übergriffen und diese cänogenetisch beeinflußten (s. S. 203). Die männliche Genitalöffnung blieb im 7. Rumpfmetamer, in dem sie bei den Protocopepoden bereits fixiert war; als dann die Cirripedien zu Zwittern wurden, hatte der proterandrische Vortritt in der Reifung der Genitalprodukte die Folge, daß die vorhandenen Gonodukte als Vasa deferentia weiter funktionierten und ihre Mündungen an der alten Stelle behielten, während für die weiblichen Produkte ein neuer Ausgang zu schaffen war; es ist daher zu vermuten, daß die ungewöhnlich weit rostrad vorgeschobenen weiblichen Oeffnungen sekundär sind, d. h. daß die weiblichen Gonodukte nicht aus Protostraken-Nephridien hervorgegangen, sondern eine Neubildung der Cirripedien sind.

Von dem Protocopepodenast hat sich auch die kleine Gruppe der Branchiuren abgezweigt (Grobben 1908), nicht weit vor dem Abgang der Cirripedien. In dem Branchiurenzweig ging die Verminderung der Rumpfmetamere noch weiter, und da auch die dem Genitalmetamer und den vorhergehenden Metameren der Copepoden entsprechenden Metamere bei den Branchiuren nicht mehr zustande kamen, verschoben sich die Genitalöffnungen ins hinterste (4.) der sich noch abgliedernden Metamere. Dagegen hielten sich die Komplexaugen auf einer höheren (also primitiveren) Stufe als bei den Copepoden und Cirripedien (wo sie den Adulten fehlen und nur noch während der Ontogenese zu einiger Ausbildung kommen). Das 1. Thoracopod blieb wie bei den Cirripedien Spaltbein, und auch die anderen Thoracopodien der Branchiuren blieben Ruderbeine, während die Cephalopodien sich in Klammer- und Haftorgane umwandelten, eine Kombination von Merkmalen, die auch für die beweglichen Parasiten unter den Copepoden charakteristisch ist.

Wir kommen nun zu der Gruppe der Crustaceen, in der durch aufsteigende phyletische Entwickelung der höchste Grad der Differenzierung erreicht ist, zu den Malacostraken (Boas 1883, Claus 1885, Smith 1909). Daß die Angehörigen dieser Gruppe aus den Protostraken monophyletisch hervorsproßten, ist wohl außer Frage. Die Protomalacostraken mögen sich in folgender Weise entwickelt haben. Zunächst differenzierte sich der Rumpf in eine vordere und hintere, nach Form und Funktion der Segmente und Podien verschiedene Region; die Abgliederung von Rumpfmetameren wurde nach Produktion des 15. sistiert, und von den Gonodukten blieb bei den ♂ nur das Paar des 8., bei den ♀ nur das des 6. Thoracomers in Funktion; unter den Cephalopodien entfernten sich besonders das Mandibelbein von seinem primitiven Bau durch Reduktion des Exopodites, die Antennula durch Produktion einer Nebengeißel.

In diesem Stadium seiner phyletischen Entwickelung trieb der Protomalacostrakenast einen Seitenzweig: die Leptostraken. Auf diesen Zweig gingen daher viele Eigenschaften der älteren Protomalacostraken über (Gesondertheit auch der vorderen Thoracomere, 7 Pleomere vor dem Analsegment, Furca, Stielaugen, blattbeinartige, wiewohl schon auf Spaltbeinform hinweisende Thoracopodien, schlauchförmiges Herz mit metamerweise verteilten Ostien, deutlich gegliedertes Vorderstück des Bauchmarks), während sich auch manches neue Merkmal an ihm einstellte (wie die zweiklappige Schale mit dem beweglichen Rostralstück) und manches primitive verloren ging, wie die Spaltbeinform der Antenne und die ursprünglich größere Ostienzahl (Claus 1888).

Nach der Abzweigung der Leptostraken wurden die Protomalacostraken noch um das 7. Metamer verkürzt (dessen Bauchganglienpaar zwar schon bei den Leptostraken nur noch transitorisch in der Ontogenese auftritt, in gleicher Weise aber auch bei späteren Abkömmlingen der Protomalacostraken, bei Anisopoden und Isopoden, erscheinen kann), so daß sie nun definitiv zu der Abgliederung von 8 Thoracomeren und 6 Pleomeren gelangten; zugleich verloren sie die Furca, das früher gegliederte Exopodit der Antenne nahm die Form der Squama an, und die Rumpfbeine erhielten den Bau typischer Spaltbeine; die vorderen Paare der Thoracopodien begannen in den Dienst der Ernährung zu treten, wodurch sich eine Scheidung der Thoracopodien in Maxillipeden und Peräopodien anbahnte; Thoracopodien-Epipodite entwickelten sich zu Kiemen; das 6. Pleopod erhielt eine besondere Form und Stellung, um die verlorene Furca zu ersetzen; ein System von Arterien wurde ausgebildet, sei es als Neubildung, sei es unter Verwendung von Protostrakengefäßen.

Diese jüngeren Protomalacostraken dürften sich nun bald in 4 Zweige gespalten haben: Stomatopoden, Protarthrostraken, Anomostraken und Protothoracostraken, auf die sie ihre Eigenschaften in verschiedenartig modifizierter Form vererbten. Die Kopfhautduplikatur behielt bei Protarthrostraken und Anomostraken ihren geringen Umfang bei oder verschwand ganz, während sie bei Stomatopoden und Protothoracostraken die Form eines großen, den Thorax in verschiedener Ausdehnung überdachenden Rückenschildes annahm; zugleich blieben bei jenen die Thoracomere in Artikulation, während sie bei diesen in verschiedenem Grade zur Verschmelzung neigten; außerdem verkürzten sich die Thoracomere der Anomostraken, Stomatopoden

und Protothoracostraken im Gegensatz zu den sich streckenden Pleomeren. Die Stielaugen bewahrten sich Stomatopoden und Protothoracostraken, auch ein Teil der Anomostraken; bei den Protarthrostraken verloren sie ihre Beweglichkeit. Das vielgliedrige Exopodit der Thoracopodien ging den Protarthrostraken (bis auf die geringen, auf die Anisopoden übergegangenen Reste) verloren; es erhielt sich bei den Anomostraken, Protothoracostraken und an den hintersten 3 Paaren der Stomatopoden; das Endopodit scheint 5-gliedrig geworden zu sein. Die Schlauchform des den ganzen Rumpf durchziehenden Herzens und der Reichtum an Ostien vererbte sich in besonders primitiver Form auf die Stomatopoden; schon weniger primitiv war das Herz der Protarthrostraken und Anomostraken, und bei den Protothoracostraken konzentrierte es sich zu einem Sack mit wenigen Ostien. Von den beiden Nierenpaaren behauptete sich das des Antennenmetamers bei den Anomostraken, das des Maxillenmetamers bei den Stomatopoden, während bei Protarthrostraken und Protothoracostraken beide zu funktionieren fortfuhren.

Außer den eben genannten erwarben die 4 Zweige der Protomalacostraken noch andere Eigentümlichkeiten.

Die Stomatopoden haben außer dem sehr primitiven Bau des Herzens noch folgende Eigenheiten, die sie zu einer sehr isolierten Gruppe machen: die Kiemenbüschel an den Pleopodien, die Umformung von nicht weniger als 5 Paar Thoracopodien in Greifbeine, das Ueberwiegen der Exopodite über die Endopodite an den hintersten 3 Paaren, die Lage der Genitalorgane, die ungemeine Länge der Darmcoeca mit ihren lateralen Nebensäcken etc. Am auffälligsten ist aber wohl die Abgliederung der beiden Vorderkopfstücke, die die Stielaugen und die Antennulen tragen. Es ist nach unserer Auffassung der Phylogenie der Crustaceen ausgeschlossen, daß es sich dabei um die direkte Erbschaft einer primitiven Segmentation des Kopfes handeln könnte; doch könnte diese Gliederung als Reaktivierung einer seit sehr langer Zeit unterdrückten und bei allen anderen Crustaceen auch unterdrückt bleibenden Metamerie gedeutet werden.

Auch die ebenfalls kleine Gruppe der Anomostraken hat außer primitiven Merkmalen (der schildlose Kopf mit dem 1. Thoracomer nur unvollkommen verschmolzen, Augen noch zuweilen gestielt, Exopodit der Antenne schuppenförmig, Mandibel mit kleinem Exopodit, Herz schlauchförmig, allerdings mit nur einem Ostienpaar) manche Eigentümlichkeiten; daß sie eine davon, die Statocyste im Grundglied der Antennula, mit den Decapoden teilt, dürfte ebenso auf Konvergenz schließen lassen wie die Lage dieses Organs im Uropod bei Mysis und Gampsonyx (Smith 1909).

Die beiden anderen Sprosse der Protomalacostraken haben sich in mehrere Zweige gespalten.

Die Protarthrostraken mögen in folgender Weise aus den Protomalacostraken hervorgegangen sein. Von den Thoracomeren verschmolz nur das vorderste mit dem Kopf, dessen Hautduplikatur sich nicht fortbildete; das Pleon verkürzte sich im Vergleich zum Thorax. Die Augenstiele gingen verloren; die Nebengeißel der Antennulen neigte zur Rückbildung, ebenso das Exopodit der Antenne und der Thoracopodien, das nach Abzweigung der Anisopoden völlig zugrunde ging; Mandibel und Maxillen wurden klein und auf sehr

einfache Formen reduziert; das 1. Thoracopod erhielt Form und Funktion eines Maxillipeden; ein Teil der Epipodite der Thoracopodien wandelt sich beim ♀ in Brutplatten um.

Am frühsten zweigten sich von diesen Protarthrostraken die Anisopoden ab, wie zu schließen ist aus dem noch erhaltenen Exopodit an Antenne und an Thoracopod 2 und 3, aus der Selbständigkeit der vorderen Ganglien des Bauchmarks und aus der Länge des den ganzen Thorax durchziehenden Herzens. Durch Verbreiterung der Kopfepimere entstand ein sehr kleiner Rückenschild.

Nach Abgabe der Anisopoden gabelte sich der Protarthrostrakenzweig in die Isopoden und Amphipoden. Bei den Isopoden verkürzte sich das ganze Pleon, und die Zahl der Pleomere wurde nicht selten reduziert; bei den Amphipoden betraf die Reduktion zunächst (bei den primitiveren A., den Gammaroidea) nur die hintere Hälfte des Pleon und die zugehörigen, sich modifizierenden Pleopodien. In beiden Gruppen verbreiterten sich die Thoraxepimere, bei den Amphipoden auch die der drei vorderen Pleonepimere. Von dem langen, durch Thorax und Pleon reichenden Herzschlauch der Protostraken verkümmerte bei den Amphipoden der hintere, bei den Isopoden der vordere Teil; im Zusammenhang damit verloren die Isopoden auch die Kiemen am Thorax, während sich ihre Pleopodien zu Respirationsorganen ausbildeten; das Arteriensystem der Amphipoden ging größtenteils zugrunde. Von den beiden Nieren erhielt sich bei den Amphipoden die Antennenniere, bei den Isopoden (wie bei den Anisopoden) die Maxillenniere.

Aus dem 4. Zweig der Protomalacostraken, den Protothoracostraken, gingen 4 Typen hervor: Sympoden, Schizopoden, Dichelopoden und Decapoden.

Bei allen bildete sich die Kopfhautduplikatur zu einem Rückenschilde aus, der sich über die Thoracomere schob; diese verkürzten sich, rückten rostrad zusammen und verschmolzen untereinander und mit dem Schilde; in den so entstehenden Cephalothorax wurden bei Sympoden und Schizopoden die vorderen 3—4, bei Dichelopoden 7, bei Decapoden alle Thoracomere einbezogen. Die hintere, meist auch die vordere Maxille bewahrte die ererbte lappige, flache Form. In verschiedenem Grade entwickelte sich der Gegensatz zwischen Maxillipeden und Peräopodien: so gut wie gar nicht bei den Dichelopoden, während bei den Schizopoden das 1. Beinpaar, bei den Sympoden und Decapoden noch 1—2 weitere Paare in den Dienst der Ernährung treten. Das überall, am wenigsten bei Schizopoden und Dichelopoden, an Größe hinter dem Endopodit zurücktretende Exopodit der Thoracopodien fällt bei den Sympoden an einigen, bei den meisten Decapoden an allen Peräopodien ganz fort. Das lange, kräftige, bewegliche Protothoracostraken-Pleon verkümmert nur bei der am stärksten modifizierten Gruppe der Decapoden, den Brachyuren.

Eine engere Stammverwandtschaft umschließt die Dichelopoden, Schizopoden und Decapoden (über die phylogenetischen Beziehungen der Decapoden und ihrer Abteilungen zueinander cf. Ortmann 1896), die sich unter anderem auch in der reichen Verästelung der Arterien und besonders in der eigentümlichen Anordnung der Herzarterien dokumentiert. Immerhin sondern sich die Schizopoden etwas ab durch die Umwandlung der Epipodite in Brutblätter an einer wechselnden Zahl von Thoracopodien (konvergente Entstehung

der gleichen Brutpflege bei Arthrostraken und Sympoden) und durch die Neigung einzelner unter ihren Familien oder Genera zu speziellen Um- und Neubildungen (Verlust der Thoraxkiemen, überzähliges Pleonsegment, Otocyste im Uropod).

Stärkere Modifikationen, zum Teil Rückbildungen, weisen die Sympoden auf; sie büßten die Beweglichkeit der Augen, das Exopodit der Antenne, oft auch die 2. Antennulengeißel ein; ihre Kiemen wurden auf das 1. Thoracopod und ihr Gefäßnetz auf wenige Arterien beschränkt. Im Gegensatz zu den drei anderen Zweigen der Protothoracostraken erhielt sich bei ihnen die Maxillenniere.

Die mitgeteilten Anschauungen über die Phylogenie der Crustaceen, die, so hypothetisch sie auch sind, immerhin den Nutzen haben möchten, die Uebersicht über die Modifikationen des Crustaceentypus und seiner Organisation zu erleichtern, gründen sich auf anatomische und ontogenetische Tatsachen. Die wichtigeren der aus der Ontogenese, besonders der larvalen, geschöpften Tatsachen seien auf ihre Verwendbarkeit für die Phylogenie hier zum Schluß kurz besprochen. Den Nachweis, daß man den phylogenetischen Wert der Larven früher überschätzte, und eine kritische Erörterung der phylogenetischen Bedeutung von Nauplius und Zoea hat Lang bereits in der 1. Auflage dieses Buches geliefert.

Als palingenetisch sind namentlich folgende Elemente der Ontogenese anzusehen: die lange, mit dem Nauplius beginnende und kontinuierlich sich zum Geschlechtstier entwickelnde Reihe freischwimmender Larvenstadien (S. 194, 230) — die Entstehung der Metamere durch Abgliederung vom Analstück, mit dem vordersten anfangend und caudad fortschreitend — die gleiche Folge in der Entstehung der Podien und Bauchganglien — die getrennte Entstehung später verschmelzender Metamere und Bauchganglien und das transitorische Erscheinen von Bauchganglien (z. B. des 7. Pleonganglions bei Leptostraken, Anisopoden und Isopoden S. 111 und der Pleonganglien brachyurer Decapoden S. 104) — das transitorische Auftreten von später zugrunde gehenden Bestandteilen von Podien, z. B. von Basale und Aesten der Mandibel — oder das noch häufigere des Exopodites, durch dessen Schwund das Spaltbein zum Stabbein wird (die Entstehung des Spaltbeins aus einer stabbeinförmigen Anlage ist selten und cänogenetisch: Antenne S. 41). Palingenetisch zu deuten sind ferner folgende Einzelheiten: die Furca mancher Decapodenlarven (S. 29), das transitorische Auftreten der Komplexaugen bei Cirripedien (S. 203 und von Anlagen dazu bei Copepoden Fig. 311), die Stellung der Antennen zum Munde und ihre Kieferhaken bei Nauplien (S. 41), die Paarigkeit der Anlage der Arteria descendens bei Decapoden (S. 159) und ihr Durchtritt durchs Bauchmark bei Zoeen von Maja (S. 149), die Entstehung der Antennensquama aus einem gegliederten Exopodit (S. 50, 51), die Schale junger Leptodora (S. 22) etc.

Der erwähnte Schwund palingenetischer Bestandteile einer Gliedmaße hat zuweilen nicht bloß eine Beschränkung ihrer Funktionen zur Folge, sondern es ändert sich öfters auch zugleich die Funktion und folglich auch der Bau des übrigbleibenden Teiles. Diese Aenderung kann allmählich vor sich gehen und die Gliedmaße währenddessen ein rudimentäres Aussehen haben und funktionslos sein. Ein solches Verhalten zeigen z. B. die 5 vorderen Thoracopodien der Antizoeen

von Lysiosquilla nach dem Verlust des Exopodites (S. 224), indem sie zu einem kaum gegliederten Zapfen zusammenschrumpfen und eine Art von Puppenzustand durchmachen, ehe sie sich zu der neuen Form und Funktion ausbilden. Dieser Vorgang beweist jedenfalls, daß die Larve den sich umgestaltenden Teil der Gliedmaße während der Periode der Umformung nicht braucht. Wenn die Periode der Entbehrlichkeit sich nun länger ausdehnt und der Gliedmaßenrest durch stärkere Schrumpfung noch mehr reduziert wird, so ist es denkbar, daß er von der Körperfläche ganz verschwinden und etwa auf einen Haufen von Bildungszellen unter der Cuticula beschränkt werden kann, der erst wieder in Aktion tritt, sobald sich das Bedürfnis der Larve nach Funktionierung der umgestalteten Gliedmaße einstellt. Auf diese Weise möchte sich die auffällige Tatsache erklären lassen, daß bei Dichelopoden und einigen Decapoda natantia das Mandibelspaltbein erst nach einer Periode der Abwesenheit durch den Palpus ersetzt wird. Palingenetisch ist bei diesem Vorgang die Verwandlung des Mandibelspaltbeins in den einästigen Palpus, cänogenetisch aber die (auf die Entbehrlichkeit des Organs während einer Periode des Larvenlebens zurückzuführende) bis zum (scheinbar völligen) Verschwinden gehende Rückbildung während der Verwandlung (Mayer 1881). Die analogen, aber viel ausgedehnteren Eigentümlichkeiten in der Ontogenese der Loricaten (S. 221) dürften einer ähnlichen Auslegung zugänglich sein.

Die vorher aufgezählten konservativen Elemente der Ontogenese haben sich bisher behauptet gegen cänogenetische Einwirkungen, die sich unter folgende drei Gesichtspunkte bringen lassen.

1. Der palingenetische Weg der Ontogenese, sei es des ganzen Organismus, sei es einzelner Organe, wird abgekürzt. Die Ursache davon ist die jeder Ontogenese innewohnende Tendenz nach einfachster und schnellster Erreichung ihres Zieles, des Aufbaues des Geschlechtstieres, woraus die Unterdrückung solcher Stadien und Organe folgt, deren Erhaltung den Embryonen und Larven keine besonderen Vorteile bietet. Hierher gehört die Verlegung früher Larvenstadien ins Ei und der Ausfall folgender Stadien (S. 196). Hierher ferner die Unterdrückung von Organteilen von dem Stadium an, in dem ihre Funktion überflüssig wird; die daraus resultierende direkte Entwickelung der definitiven Gestalt der Organe ist in der embryonalen Entwickelung häufiger als in der larvalen; ein besonders verbreitetes Beispiel ist die Unterdrückung des Exopodites in der Entwickelung der Stabbeine, die in der Embryogenese die Regel (seltene Ausnahme die Peräopodien der Isopoden), aber auch bei Larven nicht selten ist. — Der palingenetische Vorgang der gesonderten Abgliederung und transitorischen Artikulation von Metameren, die später verschmelzen, kann ebenfalls unterdrückt werden. Allgemein geschieht dies bei den Cephalomeren, die nirgend mehr in der Ontogenese getrennt erscheinen, während die cänogenetische Unterdrückung der Thoracomerensonderung sich in Abstufungen abspielt, die sich bei den Zoeen der Thoracostraken besonders gut verfolgen lassen (S. 197). Zoeen von Brachyuren, bei denen die Sonderung der zusammengedrängten hinteren Thoracomere kaum noch angedeutet oder ganz unterdrückt ist, veranlaßten früher den Irrtum, daß der Thorax der Malacostraken in anderer Weise entstehe als sonst die Metamere der Crustaceen, und da solche Zoeen, trotz ihrer Ausstattung mit noch anderen cänogenetischen Eigenschaften, für palingenetisch gehalten wurden, ver-

anlaßten sie weiter eine irrige Konstruktion der Stammform der Malacostraken und der übrigen Crustaceen. — Als Abkürzung der Ontogenese ist es auch zu deuten, daß die Praeantennula nicht mehr als der antennulenförmige, gegliederte Anhang auftritt, als der sie sich nach der Amputation der Stielaugen regeneriert (S. 35), sondern sogleich als Augenstiel angelegt wird. (Unter den Hypothesen über Crustaceen-Phylogenie dürfte die Deutung der Augenstiele als Präantennulen die einzige sein, die sich nicht sowohl auf Daten der Anatomie und Ontogenese stützt, als vielmehr auf das Experiment.)

2. Palingenetische Organe können in früheren oder späteren ontogenetischen Stadien auftreten und fertig werden, als dem phylogenetischen Alter der Organe entspricht. Das geschieht meistens im Interesse der Larven, seltener der Geschlechtstiere. Cänogenetisch verfrüht ist die Schale des Nauplius der Ostracoden. Die Schale der Cypris-Larve der Cirripedien (im Bau von der Ostracoden- und Phyllopodenschale abweichend) möchte eine verfrühte, in die Larvenperiode vorgeschobene Vorbereitung des großen Gehäuses der Adulten sein, deren Anfänge vielleicht schon in dem ungewöhnlich großen Schilde des Nauplius zu erkennen sind. Umgekehrt treten so winzige Organe wie die Maxillen der Phyllopoden verspätet auf. Als eine spezielle Anpassung an larvale Lebensbedingungen ist es zu betrachten, wenn bei den Zoeen der Dichelopoden und Decapoden die Ausbildung der Uropodien sich verfrüht (S. 196, 199). Verspätet dagegen, weil den Larven zunächst entbehrlich, tritt das Endopodit der Antenne bei Stomatopoden auf (S. 51), und ebenso bilden sich bei ihnen die hintersten 3 Thoracopodienpaare verspätet aus, weil sie erst beim Stomatopodid funktionieren (S. 224). Ein eigentümliches Produkt cänogenetischer Verfrühung eines Organs sind die Zwergmännchen (S. 174).

3. Palingenetische Organe sind zuweilen den gleichen Organen des entsprechenden phylogenetischen Stadiums und des Geschlechtstieres an Umfang und Differenzierung überlegen. So der große (später sich verkleinernde) Schild mit seinen (später verloren gehenden) Stacheln, den, wie auch das bedornte Telson und den Behang mit langen Fiederborsten, die Thoracostrakenlarven als Anpassung an ihre Art der Lokomotion erwarben; das gleiche gilt von ähnlichen Merkmalen der Nauplien der Cirripedia pedunculata. Wo die Lebensweise von Larven und Geschlechtstieren einander ähnlicher ist, wie bei Dichelopoden und Decapoda natantia, ist auch der Larvenschild vom definitiven weniger verschieden und verliert die Unterschiede früher. Die Stacheln des Zoeenschildes sind schon eigentliche Neubildungen, die die Protothoracostraken nicht besaßen und die auf die adulten Tiere nicht übergehen; larvale Neubildungen anderer Art finden sich besonders bei Parasiten (S. 204, 209).

Literatur-Nachweis (bis Ende 1911).

Albert, F., 1883, *Ueber das Kaugerüst der Decapoden. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 39, S. 444.*

Allen, E. J., 1892, *On the minute structure of the gills of Palaemonetes varians. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 34, p. 75. —* ***1893,*** *Nephridia and body-cavity of some Decapod Crustacea. Ibid., p. 403.*

Andrews, E. A., 1890, *Autotomy in the crab. Amer. Natural., Vol. 24, p. 137. —* ***1904,*** *Breeding habits of crayfish. Ibid., Vol. 38, p. 165. —* ***1909 a,*** *A male crayfish with some female organs. Ibid., Vol. 43, p. 461. —* ***1909 b,*** *The use of the thelycum and petasma. Z. Anz., Bd. 34, S. 545.*

Aurivillius, C. W. S., 1894, *Studien über Cirripedien. Svenska Akad. Handl., Bd. 26, No. 7.*

Bahls. H., 1903, *Ueber Struktur und Wachstum der Schale von Balanus improvisus. Dissertation Greifswald.*

Bate, C. Sp., 1888, *Report on the Crustacea Macrura. Rep. Challenger, Part 52.*

Beddard, F. E., 1884, *Report on the Isopoda, I. Rep. Challenger, Part 33. —* ***1886,*** *Idem, II. Ibid., Part 48. —* ***1887,*** *Note on a new type of compound eye. Ann. Mag. n. H., Ser. 5, Vol. 20, p. 233. —* ***1890,*** *On the minute structure of the eye in . . . Arcturus. Proc. z. Soc. London, p. 365.*

Bellonci, G., 1878, *Morfologia del sistema nervoso centrale della Squilla mantis. Ann. Mus. civico Genova, Vol. 12, p. 518. —* ***1882,*** *Sistema nervoso e organi dei sensi dello Sphaeroma serratum. Mem. Acc. Lincei, Ser. 3, Vol. 10.*

Benham, W. B., 1891, *Note on a couple of abnormities. Ann. Mag. n. H., Ser. 6, Vol. 7, p. 256.*

Bepler, H., 1909, *Ueber die Atmung der Oniscoideen. Dissertation Greifswald.*

Bergendal, D., 1889, *Neue Beobachtungen über die Formvariation der ersten abdominalen Anhänge bei Krebsweibchen. Bih. Svenska Ak. Handl., Bd. 15, No. 5.*

Bergh, R., 1902, *Beiträge zur vergleichenden Histologie. 3. Ueber die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 19, S. 349.*

Bergold, A., 1910, *Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues der Süßwasserostracoden. Z. Jahrb., Morph., Bd. 30, S. 1.*

Berndt, W., 1903, *Zur Biologie und Anatomie von Alcippe lampas Hancock. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 74, S. 396. —* ***1907,*** *Studien an bohrenden Cirripedien. 1. Die Cryptophialiden. Arch. Biontol. Berlin, Bd. 1, S. 165.*

Bernecker, A., 1909, *Zur Histologie der Respirationsorgane bei Crustaceen. Z. Jahrb., Morph., Bd. 27, S. 583.*

Bertkau, Ph., 1889, *Beschreibung eines Zwitters von Gastropacha quercus, nebst . . . einem Verzeichnis der beschriebenen Arthropodenzwitter. Arch. Naturg., Jahrg. 55, S. 75.*

Bethe, A., 1895, *Die Otocyste von Mysis. Z. Jahrb., Anat. Ont., Bd. 8, S. 544. —* ***1896,*** *Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von Astacus fluviatilis. Anat. Anz., Bd. 12, S. 31.*

Blanc, H., 1884, *Contribution à l'histoire naturelle des Asellotes hétéropodes, observations faites sur la Tanais örstedii Kr. Rec. z. Suisse, T. 1, p. 189. —* ***1885,*** *Développement de l'œuf et formations des feuillets primitifs chez la Cuma rathkii Kr. Ibid., T. 2, p. 253.*

Boas, J. E. V., 1883, *Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malacostraken. Morph. Jahrb., Bd. 8, S. 485.*

Bohn, G., 1903, *Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés Décapodes. Bull. sc. France Belg., T. 36, p. 178.*

Bonnier, J., 1891, *La glande antennale chez les Amphipodes de la famille des Orchestiidae. C.-R. Acad. Paris, T. 113, p. 808. —* ***1900,*** *Contribution à l'étude des Epicarides. Les Bopyridae. Trav. Wimereux, T. 8.*

Borradaile, L. A., 1900, *On the young of the robber crab. Z. Res. Willey Cambridge, p. 585. —* ***1901,*** *Land Crustaceans. Fauna Maldive Laccad. Archip., Vol. 1, p. 64.*

Boulenger, Ch. L., 1908, *On the hermaphroditism of the Amphipod, Orchestia deshayesii Audouin. Proc. z. Soc. London, p. 42.*

Bourne, G. C., 1890, *Notes on the genus Monstrilla Dana. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 30, p. 565.*

Bouvier, E. L., 1889, *Le système nerveux des Crustacés Décapodes et ses rapports et avec l'appareil circulatoire. Ann. Sc. nat. Paris, Sér. 7, T. 7, p. 73. —* ***1891,*** *Recherches anatomiques sur le système arteriel des Crustacés Décapodes. Ibid., T. 11, p. 197. —* ***1908,*** *Crustacés Décapodes (Pénéidés). Rés. Camp. Monaco, Fasc. 33.*

Bovallius, C., 1886, *Amphipoda synopidea. Nova Acta Upsala, Ser. 3. —* ***1890,*** *The Oxycephalids. Ibid.*

Brauer, A., 1894, *Zur Kenntnis des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. mikr. Anat., Bd. 43, S. 162.*

Brooks, W. K., 1882, *Lucifer, a study in morphology. Phil. Trans. London, Vol. 173, p. 57. —* ***1883,*** *The metamorphosis of Peneus. Ann. Mag. n. H., Ser. 5, Vol. 11, p. 147.*

Brooks, W. K., *und* ***Herrick, F. H., 1892,*** *The embryology and metamorphosis of the Macrura. Mem. nation. Acad. Washington, Vol. 5, p. 323.*

Bruntz, L., 1903, *Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol., T. 20, p. 217. —* ***1907,*** *Études sur les organes lymphoides, phagocytaires et excréteurs des Crustacés supérieurs. Arch. Z. expér., Sér. 4, T. 7, p. 1.*

Bumpus, H. C., 1891, *The embryology of the American lobster. Journ. Morph. Boston, Vol. 5, p. 215.* — **1894,** *The median eye of adult Crustacea. Z. Anz., Bd. 17, S. 176.*

Burmester, J., 1883, *Beiträge zur Anatomie und Histologie von Cuma rathkii Kr. Dissertation Kiel.*

Butschinsky, P., 1894, *Zur Entwickelungsgeschichte von Gebia litoralis. Z. Anz., Bd. 17, S. 253.*

Calman, W. T., 1904, *On the classification of the Crustacea Malacostraca. Ann. Mag. n. H., Ser. 7, Vol, 13, p. 144.*

Cano, G., 1891 a, *Morfologia dell' apparechio sessuale femminile . . . . nei Crostacei Decapodi. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 9, S. 503.* — **1891 b,** *Sviluppo postembrionale dei Dorippidei, Leucosiadi, Corystoidei e Grapsidi. Mem. Soc. Ital. Sc. (dei XL), Ser. 3, T. 8, No. 4.* — **1891 c,** *Sviluppo postembrionale della Gebia, Axius, Callianassa e Calliaxis. Boll. Soc. Natural. Napoli, Anno 5, p. 5.* — **1891 d,** *Sviluppo postembrionale dello Stenopus spinosus Risso. Ibid., p. 134.* — **1891 e,** *Sviluppo postembrionale dei Gonoplacidi. Atti Accad. Torino, Vol. 26, p. 639.* — **1892 a,** *Sviluppo postembrionale dei Cancridi. Bull. Soc. entom. Ital., Anno 23, p. 146.* — **1892 b,** *Sviluppo dei Portunidi; morfologia dei Portunidi e Corystoidei. Mem. Soc. Ital. Sc. (dei XL), Ser. 3, T. 8, No. 6.* — **1893 a,** *Sviluppo e morfologia degli Oxyrhynchi. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 10, S. 527.* — **1893 b,** *Sviluppo dei Dromidei. Atti Accad. Napoli, Ser. 2, Vol. 6, No. 2.* — **1893 c,** *Dorippe. Studio morfologico. Ibid., No. 9.*

Canu, E., 1892, *Les Copépodes du Boulonnais. Trav. Wimereux, T. 6.*

Carpenter, G. H., 1905, *Notes on the segmentation and phylogeny of the Arthropoda. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 49, p. 523.*

Caullery, M., 1908, *Recherches sur les Liriopsidae, épicarides cryptonisciens parasites des Rhizocéphales. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 18, S. 583.*

Caullery, M., et Mesnil, F., 1901, *Recherches sur l'Hémioniscus balani Buchholz. Bull. sc. France Belg., T. 34, p. 316.*

Chun, C., 1895—96, *Atlantis. Bibl. Zool., Heft 19, S. 77, 107, 139, 193.*

Claus, C., 1858, *Ueber den Bau und die Entwickelung parasitischer Crustaceen. Dissertation Marburg.* — **1862,** *Ueber den Bau und die Entwickelung von Achtheres percarum. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 11, S. 287.* — **1863 a,** *Die freilebenden Copepoden. Leipzig.* — **1863 b,** *Ueber einige Schizopoden und niedere Malacostraken Messinas. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 13, S. 422.* — **1865,** *Zur näheren Kenntnis der Jugendformen von Cypris ovum. Ibid., Bd. 15, S. 391.* — **1868 a,** *Die Cypris-ähnliche Larve (Puppe) der Cirripedien. Schriften Ges. Marburg, Bd. 9, S. 151.* — **1868 b,** *Beobachtungen über Lernaeocera, Peniculus und Lernaea. Ibid., Bd. 9, Suppl.-Heft 2.* — **1871,** *Die Metamorphose der Squilliden. Abh. Ges. Göttingen, Bd. 16.* — **1873,** *Zur Kenntnis des Baues und der Entwickelung von Branchipus stagnalis und Apus cancriformis. Ibid., Bd. 18.* — **1875 a,** *Die Schalendrüse der Daphnien. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 25, S. 165.* — **1875 b,** *Ueber die Entwickelung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden. Ibid., S. 217.* — **1876 a,** *Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien.* — **1876 b,** *Zur Kenntnis der Organisation und des feineren Baues der Daphniden und verwandter Cladoceren. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 27, S. 362.* — **1877 a,** *Zur Kenntnis des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Denkschr. Ak. Wien, Bd. 37.* — **1877 b,** *Die Schalendrüse der Copepoden. Sitzungsber. Ak. Wien, Bd. 74, S. 717.* — **1879,** *Der Organismus der Phronimiden. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 2, S. 59.* — **1881,** *Neue Beiträge zur Kenntnis der Copepoden, unter besonderer Berücksichtigung der Triester Fauna. Ibid., Bd. 3, S. 313.* — **1883,** *Die Kreislauforgane und Blutbewegung der Stomatopoden. Ibid., Bd. 5, S. 1.* — **1884 a,** *Zur Kenntnis der Kreislauforgane der Schizopoden und Decapoden. Ibid., S. 271.* — **1884 b,** *Ueber Apseudes latreillii Edw. und die Tanaiden. Ibid., S. 319.* — **1885,** *Neue Beiträge zur Morphologie der Crustaceen. Ibid., Bd. 6, S. 1.* — **1886,** *Untersuchungen über die Organisation und Entwickelung von Branchipus und Artemia. Ibid., S. 267.* — **1887 a,** *Die Platysceliden. Wien.* — **1887 b,** *Ueber Apseudes latreilii Edw. und die Tanaiden, II. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 7. S. 139.* — **1887 c,** *Ueber Lernaeascus nematoxys Cls. Ibid., S. 281.* — **1888,** *Ueber den Organismus der Nebaliiden. Ibid., Bd. 8, S. 1.* — **1889,** *Copepodenstudien. 1. Peltidien. Wien.* — **1891 a,** *Die Halocypriden des Atlant. Oceans und Mittelmeers. Wien.* — **1891 b,** *Das Medianauge der Crustaceen. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 9, S. 225.* — **1891 c,** *Ueber die Gattung Miracia. Ibid., S. 267.* — **1891 d,** *Ueber das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen. Z. Anz., Bd. 14, S. 363.* — **1892,** *Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Ostracoden. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 10, S. 147.* — **1893 a,** *Ueber die sogenannten Bauchwirbel am integumentalen Skelett der Copepoden. Ibid., S. 217.* — **1893 b,** *Ueber die Ent-*

wickelung und das System der Pontelliden. Ibid., S. 233. — **1893c,** *Neue Beobachtungen über die Organisation und Entwickelung von Cyclops. Ibid., S. 283.* — **1894,** *Ueber die Metamorphose der Süßwasser-Ostracoden. Z. Anz., Bd. 17, S. 325.* — **1895a,** *Ueber die Wiederbelebung im Schlamme eingetrockneter Copepoden und Copepodeneier. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 11, S. 1.* — **1895b,** *Beiträge zur Kenntnis der Süßwasser-Ostracoden, II. Ibid., S. 17.* — **1895c,** *Ueber die Maxillarfüße der Copepoden und die morphologische Deutung der Cirripediengliedmaßen. Ibid., S. 49.* — **1895d,** *Die Halocypriden und ihre Entwickelungsstadien. Denkschr. Akad. Wien, Bd. 61.*

Conklin, E. G., 1897, *The relation of nuclei and cytoplasm in the intestinal cells of Land Isopods. Amer. Natural., Vol. 31, p. 66.*

Costes, M., 1890, *Notes préliminaires sur les coecums, sur les glandes intestinales et sur une nouvelle glande des Crustacés Décapodes. C.-R. Soc. Biol. Paris, Sér. 9, T. 2, p. 557.*

Coutière, H., 1899, *Les Alphéidae. Ann. Sc. nat. Paris, Sér. 8, T. 9, p. 1.* — **1907,** *Sur quelques formes larvaires énigmatiques d'Eucyphotes. Bull. Inst. océanogr. Monaco, No. 104.*

Cuénot, L., 1893, *Sur la physiologie de l'écrevisse. C.-R. Acad. Paris, T. 116, p. 1257.* — **1905,** *L'organe phagocytaire des Crustacés Décapodes. Arch. Z. expér., Sér. 4, T. 3, p. 1.*

Cunningham, I. T., 1891, *On the development of Palinurus vulgaris. Journ. mar. biol. Ass. London, Ser. 2, Vol. 2, p. 141.*

Cunnington, W. A., 1903, *Studien an einer Daphnide, Simocephalus sima. Jenaische Zeitschr. Naturw., Bd. 37, S. 447.*

Daday, E. v., 1895, *Die anatomischen Verhältnisse der Cypris dispar (Chyz.). Nat. Hefte Budapest, Bd. 18, Beilage.* — **1907,** *Die postembryonale Entwickelung von Caridina wyckii (Hicks.). Z. Jahrb., Morph., Bd. 24, S. 239.*

Darwin, Ch., 1851—53, *A monograph of the subclass Cirripedia. Ray Soc. London, 2 volumes.*

Defner, A., 1910, *Der Bau der Maxillardrüse bei Cirripedien. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 18, S. 183.*

Delage, Y., 1881, *Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des Crustacés Edriophthalmes marins. Arch. Z. expér., T. 9, p. 1.* — **1883,** *Circulation et respiration chez les Crustacés Schizopodes. Ibid., Sér. 2, T. 1, p. 105.* — **1884,** *Evolution de la Sacculine (Sacculina carcini Thomps.). Ibid., T. 2, p. 417.* — *Sur le système nerveux . . . du Peltogaster. Ibid., T. 4, p. 17.*

Della Valle, A., 1893, *Gammarini. Fauna Flora Neapel, Monogr. 20.*

Demoll, R., 1909, *Ueber die Augen und die Augenstielreflexe von Squilla mantis. Z. Jahrb., Morph., Bd. 27, S. 171.*

Doflein, F., 1904, *Brachyura. Ergebn. D. Tiefsee-Exp., Bd. 6.* — *Ueber Leuchtorgane bei Meerestieren. Sitzungsber. Ges. Morph. München, Bd. 22, S. 133.*

Dohrn, A., 1867, *Die embryonale Entwickelung des Asellus aquaticus. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 17, S. 221.* — **1870a,** *Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Arthropoden. 1. Ueber den Bau und die Entwickelung der Cumaceen. Jenaische Zeitschr., Bd. 5, S. 54.* — **1870b,** *Idem. 7. Zur Kenntnis vom Bau und der Entwickelung von Tanais. Ibid., S. 293.* — **1870c,** *Idem. 4. Entwickelung und Organisation von Praniza (Anceus) maxillaris. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 20, S. 55.* — **1870d,** *Idem. 5. Zur Kenntnis des Baues von Paranthura costana. Ibid., S. 81.* — **1870e,** *Idem. 6. Zur Entwickelungsgeschichte der Panzerkrebse (Decapoda loricata). Ibid., S. 248.* — **1870f,** *Idem. 10. Beiträge zur Kenntnis der Malacostraken und ihrer Larven. Ibid., S. 607.* — **1871,** *Geschichte des Krebsstammes. Jenaische Zeitschr., Bd. 6, S. 96.*

Dohrn, R., 1905, *Die Nervenendigung in Sinneszellen eines Schizopoden. Z. Anz., Bd. 29, S. 347.* — **1908,** *Ueber die Augen einiger Tiefseemacruren. Dissertation Marburg.*

Dollfus, A., et Viré, A., 1905, *Sur quelques formes d'Isopodes appartenant à la faune souterraine d'Europe. Ann. Sc. nat. Paris, Sér. 8, T. 20, S. 365.*

Duboscq, O., 1901, *Sur l'évolution du testicule de la Sacculine. Arch. Z. expér., Sér. 3, T. 9, Notes, p. 17.*

Ekman, S., 1903, *Beiträge zur Kenntnis der Phyllopodenfamilie Polyartemiidae. Bih. Svenska Akad. Handl., Bd. 28, No. 11.*

Ellis, M. M., 1907, *The influence of the amount of injury upon on the rate and amount of regeneration in Mancasellus macrurus (Garman). Biol. Bull. Woods Hole, Vol. 13, p. 107.*

Emmel, V. E., 1910, *A study of the differentiation of tissues in regenerating Crustacean limb. Amer. Journ. Anat., Vol. 10, p. 109.*

Esterly, C. O., 1906, *Some observations on the nervous system of Copepoda. Univ. California Publ. Z., Vol. 3, p. 1.* — **1908,** *The light recipient organs of the Copepod Eucalanus elongatus. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 53, p. 1.*

Faxon, W., 1879, *On some young stages in the development of Hippa, Porcellana and Pinnixa. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 5, p. 253.*

Fiedler, P., 1908, *Mitteilung über das Epithel der Kiemensäckchen von Daphnia magna Straus. Z. Anz., Bd. 33, S. 493.*

Filatowa, E., 1902, *Quelques remarques à propos du développement postembryonaire et l'anatomie de Balanus improvisus (Darw.). Z. Anz., Bd. 25, S. 379.*

Fischel, A., 1908 a, *Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren. Internat. Rev. Hydrobiol. Leipzig, Bd. 1, S. 73.* — **1908 b,** *Zur Anatomie des Nervensystems der Entomostraken. Z. Anz., Bd. 33, S. 698.*

Fowler, G. H., 1889, *A remarkable Crustacean parasite and its bearing on the phylogeny of the Entomostraca. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 30, p. 107.*

Franz, V., 1910, *Zur Struktur der Chromatophoren bei Crustaceen. Biol. Centralbl., Bd. 30, S. 424.*

Fredericq, L., 1892, *Nouvelles recherches sur l'autotomie chez le crabe. Arch. Biol., T. 12, p. 169.*

Frenzel, J., 1885, *Ueber den Darmkanal der Crustaceen. Arch. mikr. Anat., Bd. 25, S. 137.*

Friedländer, B., 1889, *Ueber die markhaltigen Fasern und Neurochorde der Crustaceen und Anneliden. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 9, S. 205.*

Friedrich, H., 1883, *Die Geschlechtsverhältnisse der Onisciden. Zeitschr. Naturw. Halle, Ser. 4, Bd. 2, S. 447.*

Fuliński, B., 1908, *Beiträge zur embryonalen Entwickelung des Flußkrebses. Z. Anz., Bd. 33, S. 20.*

Gadzikiewicz, W., 1904, *Ueber den feineren Bau des Herzens bei Malacostraken. Jenaische Zeitschr., Bd. 39, S. 203.* — **1905,** *Zur Phylogenie des Blutgefäßsystems bei Arthropoden. Z. Anz., Bd. 29, S. 36.*

Garbowski, T., 1896, *Hyperienartige Amphipoden des Mittelmeers. 1. Die Sciniden. Denkschr. Akad. Wien, Bd. 63.*

Garnier, Ch., 1901, *Hermaphroditisme histologique dans le testicule adulte d'Astacus fluviatilis. C.-R. Soc. Biol., Paris, T. 53, p. 38.*

Garstang, W., 1897, *On some modifications of structure subservient to respiration in Decapod Crustacea. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 40, p. 211.*

Gelderd, Ch., 1909, *Research on the digestive system of the Schizopoda. Cellule, T. 25, p. 1.*

Gerschler, W., 1910, *Ueber ein Extremitätenorgan zur Regelung der Blutzirkulation bei Leptodora kindtii (Focke). Z. Anz., Bd. 36, S. 329.*

Gerstäcker, H., und **Ortmann, A. E., 1890—1901,** *Subordo Decapoda. Bronns Kl. u. Ordn., Bd. 5, Abt. 2.*

Giard, A., et **Bonnier, J., 1887,** *Contributions à l'étude des Bopyriens. Trav. Wimereux, T. 5.*

Giesbrecht, W., 1882, *Beiträge zur Kenntnis einiger Notodelphyiden. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 3, S. 293.* — **1892,** *Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden. Fauna Flora Neapel, Monogr. 19.* — **1893,** *Mitteilungen über Copepoden, 1—6. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 11, S. 56.* — **1895,** *Idem. 7—9. Ibid., S. 631.* — **1896,** *Ueber den Sitz der Lichtentwickelung in den Photosphärien der Euphausiiden. Z. Anz., Bd. 19, S. 486.* — **1899,** *Die Asterocheriden. Fauna Flora Neapel, Monogr. 25.* — **1900,** *Mitteilungen über Copepoden, 12—14. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 14, S. 39.* — **1910,** *Stomatopoden. 1. Teil. Fauna Flora Neapel, Monogr. 33.*

Gilson, G., 1909, *Prodajus ostendensis n. sp. Etude monographique. Bull. sc. France Belg., T. 43, p. 18.*

Goodrich, E. S., 1897, *On the relation of the Arthropod head to the Annelid prostomium. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 40, p. 247.*

Grenacher, A., 1879, *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen.*

Grobben, C., 1876, *Die Geschlechtsorgane von Squilla mantis Rond. Sitzungsber. Akad. Wien, Bd. 74, S. 389.* — **1878,** *Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 1, S. 57.* — **1879,** *Die Entwickelungsgeschichte der Moina rectirostris. Ibid., S. 203.* — **1880,** *Die Antennendrüse der Crustaceen. Ibid., Bd. 3, S. 93.* — **1881,** *Entwickelungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Ibid., S. 243.* — **1887,** *Die grüne Drüse des Flußkrebses. Arch. mikr. Anat., Bd. 30, S. 323.* — **1891,** *Die Antennendrüse von Lucifer reynaudii M. Edw. Sitzungsber. Akad. Wien, Bd. 99, S. 559.* — **1892,** *Zur Kenntnis des Stammbaumes und des Systems der Crustaceen. Ibid., Bd. 101, S. 237.* — **1906,** *Zur Kenntnis der Decapodenspermien. Arb. z. Inst. Wien,*

*Bd. 16, S. 399. — **1908,** Beiträge zur Kenntnis . . . der Arguliden. Sitzungsber. Akad. Wien, Bd. 117, S. 191. — **1911,** Die Bindesubstanzen von Argulus. Arb. z. Inst. Wien., Bd. 19, S. 75.*

***Groom, T. T., 1894,** Early development of Cirripedia. Phil. Trans. London, Vol. 185 B, p. 119. — **1895,** On the mouth-parts of the Cypris-stage of Balanus. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 37, p. 269.*

***Grube, A. E., 1853,** Bemerkungen über die Phyllopoden. Arch. Naturg., Bd. 19, S. 71.*

***Gruber, A., 1879,** Beiträge zur Kenntnis der Generationsorgane der freilebenden Copepoden. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 32, S. 407.*

***Gruvel, A., 1894,** Contribution à l'étude des Cirripèdes. Arch. Z. expér., Sér. 3, T. 1, p. 401. — **1899,** Etude du mâle complémentaire du Scalpellum vulgare. Arch. Biol., T. 16, p. 27. — **1905,** Monographie des Cirripèdes ou Thécostracés. Paris.*

***Gurney, R., 1902,** The metamorphosis of Corystes cassivellaunus (Pennant). Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 46, p. 461.*

***Haeckel, E., 1864,** Beiträge zur Kenntnis der Corycäiden. Jenaische Zeitschr., Bd. 1, S. 61. — **1896,** Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere. 2. Teil. Berlin.*

***Häfele, F., 1911,** Anatomie und Entwickelung eines neuen Rhizocephalen, Thompsonia japonica. Abh. Akad. München, Suppl.-Bd. 2, Abh. 7.*

***Halpern, B., 1903,** Das Hüll- und Stützgewebe des Bauchmarks bei Astacus fluviatilis. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 14, S. 423.*

***Handlirsch, A., 1906,** Ueber Phylogenie der Arthropoden. Verh. z.-bot. Ges. Wien, Bd. 56, S. 88.*

***Hansen, H. J., 1890,** Cirolanidae et familiae nonnullae propinquae musei Hauniensis. Vid. Selsk. Skr. Kjöbenhavn, Ser. 6, Afd. V, 3, p. 239. — **1893,** Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Z. Anz., Bd. 16, S. 193, 201. — **1895,** Isopoden, Cumaceen und Stomatopoden. Ergeb. Plankton-Exp., Bd. 2 (Gc.). — **1897,** The Choniostomatidae. Copenhagen. — **1899,** Die Cladoceren und Cirripedien. Ergeb. Plankton-Exp., Bd. 2 (Gd.). — **1903 a,** The deep-sea Isopod Anuropus branchiatus Bedd. and some remarks on Bathynomus giganteus A. M.-Edw. Journ. Linn. Soc. London, Vol. 29, p. 12. — **1903 b,** The Ingolfiellidae, fam. n., a new type of Amphipoda. Ibid., p. 117. — **1903 c,** The crustaceans of the genera Petalidium and Sergestes. Proc. z. Soc. London, Vol. 1, p. 52. — **1905,** On the propagation, structure and classification of the family Sphaeromidae. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 49, p. 69. — **1908,** Schizopoda and Cumacea. Rés. Belgica Anvers. — **1910,** The Schizopoda. Siboga Exp. Leiden, Vol. 51.*

***Hartog, M., 1888,** The morphology of Cyclops and the relations of Copepoda. Trans. Linn. Soc. London, Vol. 5, p. 1.*

***Haseman, J. D., 1907,** The direction of differentiation in regenerating Crustacean appendages. Arch. Entwickelungsmech., Bd. 24, S. 617.*

***Hatschek, B., 1878,** Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 1, S. 277.*

***Hay, W. P., 1906,** Instances of hermaphroditism in crayfishes. Smithson. misc. Coll., Vol. 48, p. 222.*

***Heider, C., 1879,** Die Gattung Lernanthropus. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 2, S. 269.*

***Hensen, V., 1863,** Studien über das Gehörorgan der Decapoden. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 13, S. 319.*

***Herbst, C., 1896,** Ueber die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen, 1. Arch. Entwickelungsmech., Bd. 2, S. 544. — **1901,** Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig.*

***Hérouard, E., 1906,** La circulation chez les Daphnies. Mém. Soc. z. France, T. 18, p. 214.*

***Herrick, F. H., 1895,** The American lobster; a study on its habits and development. Bull. U. S. Fish. Comm., Vol. 15, Art. 1.*

***Herrick, L. C., 1885,** Final Report on the Crustacea. 12. Rep. geol. Survey Minnesota.*

***Herrmann, G., 1890,** Notes sur la structure et le développement des spermatozoides chez les Décapodes. Bull. sc. France Belg., T. 22, p. 1.*

***Hesse, R., 1901,** Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. 7. Von den Arthropoden-Augen. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 70, S. 347.*

***Heymons, O., 1901,** Die Entwickelungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, Heft 33.*

***Hewitt, C. G., 1907,** Ligia. Liverpool M. B. C. Mem., No. 14.*

***Hoek, P. P. C., 1883—84,** Report on the Cirripedia. Rep. Challenger, Part 25, 28. — **1893,** Rapport . . . betreffende . . . Limnoria lignorum. Verh. Akad. Amsterdam, Ser. 2, Deel 1, No. 6. — **1909,** Die Cirripedien. Nord. Plankton, Kiel u. Leipzig, Bd. 8, S. 265.*

Hofer, B., 1894, *Ein Krebs (Astacus fluviatilis ♂) mit einer Extremität statt eines Stielauges. Verh. D. z. Ges. 4. Vers., S. 82.*

Hoffendahl, K., 1904, *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie von Poecilasma aurantium Darwin. Z. Jahrb., Morph., Bd. 20, S. 363.*

Howes, G. B., 1885, *An atlas of practical elementary biology. London.*

Huet, L., 1883, *Nouvelles recherches sur les Crustacés Isopodes. Journ. Anat. Phys. Paris, Année 19, p. 241.*

Huxley, Th., 1878, *On the classification and distribution of the crayfishes. Proc. z. Soc. London, p. 752.* — **1881,** *Der Krebs. Internat. wiss. Bibl., Bd. 48.*

Ide, M., 1892 a, *Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les Crustacés Edriophthalmes. Cellule, T. 7, p. 345.* — **1892 b,** *Le tube digestif des Edriophthalmes, étude anatomique et histologique. Ibid., T. 8, p. 97.*

Jensen, S., 1904, *Biologiske og systematiske Undersögelser over Ferskvands-Ostracoder. Vid. Meddel. nat. For. Kjöbenhavn, Ser. 6, Aarg. 6, p. 1.*

Illig, G., 1905, *Das Leuchten der Gnathophausien. Z. Anz., Bd. 28, S. 662.*

Jobert, C., 1876, *Recherches sur l'appareil respiratoire . . . des crabes terrestres. Ann. Sc. nat. Paris, Sér. 6, T. 4, Art. 3.*

Jordan, H., 1904 a, *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. 4. Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flußkrebses (Astacus fluviatilis). Arch. ges. Phys., Bd. 101, S. 263.* — **1904 b,** *Zur Frage nach der exkretiven Funktion der Mitteldarmdrüse (Leber) bei Astacus fluviatilis. Ibid., Bd. 105, S. 365.* — **1904 c,** *Zur physiologischen Morphologie der Verdauung bei zwei Evertebraten. Biol. Centralbl., Bd. 24, S. 321.* — **1909,** *Die Phylogenese der Filtervorrichtungen im Pylorus-Magen der Malacostraca. Verh. D. z. Ges. 19. Vers., S. 255.*

Ishikawa, C., 1885, *On the development of . . . Atyephyra compressa De Haan. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 25, p. 391.* — **1891,** *On the formation of eggs in the testis of Gebia major De Haan. Z. Anz., Bd. 14, S. 70.*

Issel, R., 1908, *Le metamorfosi dei Paguridi e la brattea protettrice del Paguristes maculatus Risso. Atti Soc. Ligust. Genova, Vol. 19.* — **1910,** *Ricerche intorno alla biologia ed alla morfologia dei Crostacei Decapodi. 1. Studi sui Paguridi. Arch. z. Napoli, Vol. 4, p. 335.*

Jurich, B., 1904, *Die Stomatopoden. Ergebn. D. Tiefsee-Exp., Bd. 7, S. 361.*

Kaufmann, A., 1900, *Cypriden und Darwinuliden der Schweiz. Revue Suisse Z., T. 8, p. 209.*

Keeble, F., *and* **Gamble, F. W., 1904 a,** *The colour-physiology of higher Crustacea. Phil. Trans. London, Vol. 196 B, p. 295.* — **1904 b,** *On the presence of mobile fat in the chromatophores of the Crustacea (Hippolyte varians). Z. Anz., Bd. 27, S. 262.* — **1905,** *The colour-physiology of higher Crustacea. Phil. Trans. London, Vol. 198 B, p. 1.*

Kemp, St., 1910, *Notes on the photophores of Decapod Crustacea. Proc. z. Soc. London, p. 639.*

Kimus, J., 1898, *Recherches sur les branchies des Crustacés. Cellule, T. 15, p. 297.*

Kishinouye, K., 1900, *On the Nauplius stage of Penaeus. Z. Anz., Bd. 23, S. 73.*

Klintz, J. H., 1907, *Regeneration der Antenne bei der Kellerassel (Porcellio scaber Latr.). Arch. Entwickelungsmech., Bd. 23, S. 552, Bd. 25, S. 400.*

Klunzinger, C. B., 1864, *Beiträge zur Kenntnis der Limnadiden. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 14, S. 139.*

Knipowitsch, N., 1892, *Beiträge zur Kenntnis der Gruppe Ascothoracida. Trav. Soc. Nat. Pétersbourg, T. 23, p. 134.*

Koehler, R., 1889, *Recherches sur l'organisation des Cirripèdes (Lépadides et Balanes). Arch. Biol., T. 9, p. 311.*

Kollmann, M., 1908, *Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoide des Invertébrés. Ann. Sc. nat. Paris, Sér. 9, T. 8, p. 1.*

König, A., 1895, *Die Sergestiden des östlichen Mittelmeers. Denkschr. Akad. Wien, Bd. 62.*

Koeppel, E., 1902, *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Amphion. Arch. Naturg., Bd. 68, S. 262.*

Korschelt, E., *und* **Heider, K., 1892,** *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.*

Kotte, E., 1903, *Beiträge zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des peripheren Nervensystems der Tiefsee-Decapoden. Z. Jahrb., Morph., Bd. 17, S. 619.*

Kowalewsky, A., 1889, *Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl., Bd. 9, S. 35, 128.*

Krieger, K. R., 1880, *Ueber das Zentralnervensystem des Flußkrebses. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 33, S. 527.*

Kuttner, O., 1911, *Mitteilungen über marine Cladoceren. Sitzungsber. Ges. nat. Freunde Berlin, S. 84.*

Lacaze-Duthiers, H. de, 1882, *Histoire de la Laura Gerardiae. Mém. Acad. Paris, T. 42.*

Lankester, E. R., 1904, *The structure and classification of the Arthropods. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 47, p. 523.*

Lang, A., 1876, *Ueber die Metamorphose der Naupliuslarve von Balanus. Mitteil. Aargau. nat. Ges., Heft 1, S. 104.* — **1902,** *Fünfundneunzig Thesen über den phylogenetischen Ursprung und die morphologische Bedeutung der Zentralteile des Blutgefäßsystems der Tiere. Vierteljahrschr. nat. Ges. Zürich, Jahrg. 47, S. 393.*

Langer, A., 1860, *Ueber den Gelenkbau bei den Arthrozoen. Denkschr. Akad. Wien, Bd. 18, S. 99.*

Lauterborn, R., *und* **Wolf, E., 1909,** *Cystenbildung bei Canthocamptus microstaphylinus. Z. Anz., Bd. 34, S. 130.*

Lebedinski, J., 1890, *Einige Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Seekrabben. Biol. Centralbl., Bd. 10, S. 178.*

Léger, L., *et* **Duboscq, O., 1902,** *Sur la régénération épithéliale dans l'intestin moyen de quelques Arthropodes. Arch. Z. expér., Sér. 3, T. 10, Notes, p. 36.*

Leichmann, G., 1891, *Beiträge zur Naturgeschichte der Isopoden. Bibl. zool., Heft 10.*

Le Roi, O., 1907, *Dendrogaster arborescens und Dendrogaster ludwigi. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 86, S. 100.*

Leydig, F., 1860, *Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen.* — **1864,** *Tafeln zur vergleichenden Anatomie, Heft 1. Tübingen.* — **1889,** *Ueber Argulus foliaceus. Arch. mikr. Anat., Bd. 33, S. 1.*

Lilljeborg, W., 1900, *Cladocera Sueciae. Nova Acta Upsala, Ser. 3, Vol. 5.*

List, Th., 1895a, *Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. 1. Astacus fluviatilis. Morph. Jahrb., Bd. 22, S. 380.* — **1895b,** *Idem. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 12, S. 74.*

Lloyd, R. E., 1908, *The internal anatomy of Bathynomus giganteus. Mem. Indian Mus. Calcutta, Vol. 1, p. 81.*

Lönnberg, E., 1898, *Some biological and anatomical facts concerning Parastacus. Z. Anz., Bd. 21, S. 334, 345.*

Lüders, L., 1909, *Gigantocypris Agassizii (Müller). Zeitschr. wiss. Z., Bd. 92, S. 103.*

Malaquin, A., 1901, *Le parasitisme évolutif des Monstrillides (Crustacés Copépodes). Arch. Z. expér., Sér. 3, T. 9, p. 81.*

Marchal, P., 1892, *Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés Décapodes. Arch. Z. expér., Sér. 2, T. 10, p. 57.*

Marshall, F. H. A., 1902, *On variation in the number and arrangement of the male genital apertures in . . . . Nephrops norvegicus. Proc. z. Soc. London, Vol. 1, p. 2.*

Mayer, P., 1879, *Carcinologische Mitteilungen. 6. Ueber den Hermaphroditismus bei einigen Isopoden. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 1, S. 165.* — **1881,** *Idem. 9. Die Metamorphosen von Palaemonetes varians. Ibid., Bd. 2, S. 197.* — **1882,** *Die Caprelliden. Fauna Flora Neapel, Monogr. 6.* — **1890,** *Die Caprelliden. Nachtrag. Ibid., Monogr. 17.* — **1903,** *Die Caprellidae. Siboga-Exp., Monogr. 34.*

Mc Murrich, J. P., 1895, *Embryology of the Isopod Crustacea. Journ. Morph. Boston, Vol. 11, p. 63.* — **1897,** *The epithelium of the socalled midgut of the terrestrial Isopods. Ibid., Vol. 14, p. 83.* — **1899,** *Is the Isopod „midgut" digestive in function? Z. Anz., Bd. 22, S. 67.*

Mercanti, F., 1885, *Sullo sviluppo postembrionale della Telphusa fluviatilis Lat. Bull. Soc. ent. Ital., Anno 17, p. 209.*

Metschnikoff, E., 1871, *Ueber den Naupliuszustand von Euphausia. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 21, S. 397.*

Miculicich, M., 1905, *Zur Kenntnis der Gattung Brachiella. Z. Anz., Bd. 28, S. 599.*

Miethe, C., 1899, *Asellus cavaticus Schiödte. Revue Suisse Z., T. 7, p. 273.*

Milne Edwards, A., *et* **Bouvier, L., 1902,** *Les Bathynomes. Mem. Mus. Harvard Coll., Vol. 27, p. 129.*

Milne Edwards, H., 1834—40, *Histoire naturelle des Crustacés. Paris. 3 tomes.*

Miltz, O., 1899, *Das Auge der Polyphemiden. Zoologica, Heft 28.*

Möbius, K., 1875, *Copepoda und Cladocera. Jahresb. Unters. Meere Kiel, Bd. 2—3, S. 269.*

Mocqard, F., 1884, *Recherches anatomiques sur l'estomac des Crustacés Podophthalmaires. Ann. Sc. nat. Paris, Sér. 6, T. 16, Art. 1.*

Monticelli, F. S., *e* **Lo Bianco, S., 1901,** *Sullo sviluppo dei Peneidi del golfo di Napoli. Communicazioni sui Peneidi. Uova e larve di Solenocera siphonocera. Monitore z. Ital., Anno 11, Suppl., p. 23; Anno 12, p. 198, 205.*

Moroff, Th., 1911, *Ueber die Entwickelung des Facettenauges der Crustaceen. Biol. Centralbl., Bd. 31, S. 144.*

Mrázek, A., 1895, *Ueber Baculus Lubb. und Hessella Br. Sitzungsber. Ges. Wiss. Prag, No. 44.*

Müller, Fritz, 1863, *Die Verwandlung der Garneelen. Arch. Naturg., Jahrg. 29, S. 8.* — **1864,** *Für Darwin. Leipzig.*

Müller, G. W., 1890, *Neue Cypridiniden. Ueber Halocypriden. Z. Jahrb., Syst., Bd. 5, S. 211, 253.* — **1894,** *Die Ostracoden. Fauna Flora Neapel, Monogr. 21.* — **1900 a,** *Deutschlands Süßwasser-Ostracoden. Zoologica, Heft 30.* — **1900 b,** *Afrikanische Ostracoden. Z. Jahrb., Syst., Bd. 13, S. 259.*

Murlin, J. R., 1902, *Absorption and secretion in the digestive system of the land Isopods. Proc. Acad. Philadelphia, Vol. 24, p. 284.*

Nebeski, O., 1880, *Beiträge zur Kenntnis der Amphipoden der Adria. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 3, S. 111.*

Němec, B., 1895—96, *Studien über Isopoden, 1, 2. Sitzungsber. Böhm. Ges. Prag, 1895, No. 45; 1896, No. 25 (Z. Anz., Bd. 19, S. 297).* — **1896,** *Ueber das Eingeweidenervensystem einiger Isopoden. Z. Anz., Bd. 19, S. 477.*

Nettovich, L. v., 1900, *Neue Beiträge zur Kenntnis der Arguliden. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 13, S. 1.*

Nitsche, H., 1875, *Ueber die Geschlechtsorgane von Branchipus Grubii (von Dybowsky). Zeitschr. wiss. Z., Bd. 25, Suppl., S. 281.*

Nordquist, O., 1889, *Ueber einen Fall von androgyner Mißbildung bei Diaptomus gracilis G. O. S. Arch. Naturg., Jahrg. 55, S. 241.*

Nowikoff, M., 1905 a, *Untersuchungen über den Bau der Limnadia lenticularis L. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 78, S. 561.* — **1905 b,** *Ueber die Augen und Frontalorgane der Branchiopoden. Ibid., Bd. 79, S. 432.* — **1906,** *Einige Bemerkungen über das Medianauge und die Frontalorgane von Artemia salina. Ibid., Bd. 81, S. 690.* — **1908,** *Ueber den Bau des Medianauges der Ostracoden. Ibid., Bd. 91, S. 81.*

Nusbaum, J., 1887, *L'embryologie de Mysis chamaeleo (Thompson). Arch. Z. expér., T. 5, p. 123.* — **1891,** *Zur Morphologie der Isopodenfüße. Biol. Centralbl., Bd. 11, S. 353.*

Nusbaum, J., *und* **Schreiber, W., 1898,** *Beiträge zur Kenntnis der sogenannten Rückenorgane der Crustaceenembryonen. Biol. Centralbl., Bd. 18, S. 736.*

Nussbaum, M., 1890, *Anatomische Studien an californischen Cirripedien. Bonn.*

Oberg, M., 1906, *Die Metamorphose der Plankton-Copepoden der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. Kiel., Ser. 2, Bd. 9, S. 39.*

Orlandi, S., 1901, *Sulla struttura dell' intestino della Squilla mantis Rond. Atti Soc. Ligustica Genova, Vol. 12.*

Ortmann, A. E., 1896, *Das System der Decapodenkrebse. Z. Jahrb., Syst., Bd. 9, S. 409.*

Ost, J., 1906, *Zur Kenntnis der Regeneration der Extremitäten bei den Arthropoden. Arch. Entwickelungsmech., Bd. 22, S. 289.*

Owsiannikow, Ph., 1900, *Ueber die Nervenelemente und das Nervensystem des Flußkrebses (Astacus fluviatilis). Mém. Acad. Pétersbourg, Sér. 8, T. 10, No. 2.*

Packard, A. S., 1889, *The cave fauna of North America. Mem. nation. Acad. Washington, Vol. 4, p. 1.*

Parker, G. H., 1891, *The compound eyes in Crustaceans. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 21, p. 45.* — **1895,** *The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 12, S. 1.* — **1897,** *Photomechanical changes in the retinula pigment cells of Palaemonetes. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 30, p. 275.* — **1899,** *The photometrical changes in the retinal pigment of Gammarus. Ibid., Vol. 35, p. 143.*

Parker, T. J., *und* **Rich, J. G., 1893,** *Observations on the myology of Palinurus edwardsii Hutton. Macleay Mem. Vol. Sidney, p. 159.*

Pearson, J., 1908, *Cancer. Liverpool M. B. C. Mem., No. 16.*

Pedaschenko, D. D., 1899, *Die Embryonalentwickelung und Metamorphose von Lernaea branchialis L. Trav. Soc. Natur. Pétersbourg, T. 26.*

Pelseneer, P., 1885, *Observations on the nervous system of Apus. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 25, p. 433.*

Pesta, O., 1907, *Die Metamorphose von Mytilicola intestinalis Steuer. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 88, S. 78.* — **1908,** *Beiträge zur Kenntnis parasitischer Copepoden. Denkschr. Akad. Wien, Bd. 84, S. 257.*

Pfeffer, G., 1887, *Beiträge zur Morphologie der Decapoden und Isopoden. Abh. nat. Ver. Hamburg, Bd. 10.*

Plenk, J., 1911, *Zur Kenntnis der Anatomie und Histologie der Maxillardrüse bei Copepoden. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 19, S. 29.*

Police, G., 1908, *Sul sistema nervoso viscerale dei Crostacei Decapodi. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 19, S. 69.* — **1909,** *Sul sistema nervoso viscerale della Squilla mantis. Ibid., S. 144.*

Pompeckj, J. F., 1912, *Crustacea, Paläontologie. Handwörterb. Naturw. Jena, Bd. 2, S. 772.*

Prentiss, C. W., 1901, *The otocyst of Decapod Crustacea: its structure, development and functions. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 36, p. 167.*

Przibram, H., 1905, *Die Heterochelie bei decapoden Crustaceen. Arch. Entwickelungsmech., Bd. 19, S. 181.*

Ramsch, A., 1906, *Die weiblichen Geschlechtsorgane von Cypridina mediterranea Costa. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 16, S. 383.*

Reichenbach, H., 1877, *Die Embryonalanlage und erste Entwickelung des Flußkrebses. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 29, S. 123.*

Retzius, G., 1909—10, *Die Spermien der Crustaceen. Biol. Unters., Ser. 2, Bd. 14, S. 1; Bd. 15, S. 72.*

Richard, J., 1889, *Anomalie de l'antenne droite chez Diaptomus coeruleus Fisch. mâle. Bull. Soc. z. France, Année 14, p. 38.* — **1892,** *Recherches sur le système glandulaire et sur le système nerveux des Copépodes libres d'eau douce. Ann. Sc. nat. Paris, Sér. 7, T. 12, p. 113.* — **1894,** *Révision des Cladocères. Ibid., T. 18, p. 279.*

Ridewood, W. G., 1909, *A case of abnormal oviducts in Homarus vulgaris. Ann. Mag. nat. Hist., Ser. 8, Vol. 3, p. 1.*

Robinson, M., 1906, *On the development of Nebalia. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 50, p. 383.*

Rogenhofer, A., 1908, *Zur Kenntnis des Baues der Kieferdrüse bei Isopoden. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 17, S. 139.*

Rosenstadt, B., 1888, *Beiträge zur Kenntnis der Organisation von Asellus aquaticus. Biol. Centralbl., Bd. 8, S. 452.* — **1896 a,** *Untersuchungen über die Organisation und postembryonale Entwickelung von Lucifer reynaudii M. Edw. Z. Jahrb., Morph., Bd. 9, S. 427.* — **1896 b,** *Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Decapoden. Arch. mikr. Anat., Bd. 47, S. 748.*

Rühe, F. E., 1909, *Notiz über die Antennendrüse der Cladoceren. Internat. Revue Hydrobiol., Bd. 2, S. 754.*

Salensky, W., 1868, *Sphaeronella Leuckarti, ein neuer Schmarotzerkrebs. Arch. Naturg., Jahrg. 34, S. 301.*

Samassa, P., 1891, *Untersuchungen über das zentrale Nervensystem der Cladoceren. Arch. mikr. Anat., Bd. 38, S. 100.*

Samter, M., 1895, *Die Veränderung der Form und Lage der Schale von Leptodora hyalina Lillj. während der Entwickelung. Z. Anz., Bd. 18, S. 334.* — **1900,** *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Leptodora hyalina Lillj. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 68, S. 169.*

Samter, M., *und* **Heymons, R., 1902,** *Die Variationen bei Artemia salina Leach und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Anh. Abh. Akad. Berlin.*

Sars, G. O., 1865, *Norges Ferskvandskrebsdyr. Cladocera Ctenopoda. Universitetsprogram Christiania.* — **1867,** *Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. 1. Malacostracés. Christiania.* — **1870—72—79,** *Carcinologiske Bidrag til Norges Fauna. 1. Monographi over de ved Norges Kyster forkommende Mysider. Kristiania. 3 Hefte.* — **1871,** *Beskrivelse af de paa Fregatten Josephines Expedition fundene Cumaceer. Svenska Akad. Handl., Bd. 9, No. 13.* — **1873,** *Om en dimorph Udvickling samt Generationsvessel hos Leptodora. Vid. Selsk. Forh. Christiania, p. 1.* — **1876,** *Nye Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Invertebratfauna. 1. Middelhavets Mysider. Arch. Math. Nat. Kristiania, Vol. 1, p. 1.* — **1884,** *Bidrag til Kundskaben om Decapodernes Forvandlinger. 1. Nephrops, Calocaris, Gebia. Ibid., Bd. 9, S. 155.* — **1885 a,** *Report on the Schizopoda. Rep. Challenger, Part 37.* — **1885 b,** *On some Australian Cladocera raised from dried mud. Vid. Selsk. Forh. Christiania, No. 8.* — **1887 a,** *On Cyclestheria hislopi (Baird). Ibid., 1887, p. 1.* — **1887 b,** *Report on the Cumacea. Rep. Challenger, Part 55.* — **1887 c,** *Report on the Phyllocarida. Ibid., Part 57.* — **1889,** *Bidrag til Kundskaben om Decapodernes Forvandlinger. 2. Lithodes, Eupagurus etc. Arch. Math. Nat. Kristiania, Bd. 13, S. 133.* — **1890,** *Idem. 3. Fam. Crangonidae. Ibid., Bd. 14, S. 132.* — **1890—95,** *An account of the Crustacea of Norway. Vol. 1. Amphipoda. Bergen.* — **1896 a,** *Fauna Norvegiae. Vol. 1. Phyllocarida and Phyllopoda. Christiania.* — **1896 b,** *Development of Estheria Packardi. Arch. Math. Nat. Kristiania, Bd. 18, No. 2.* — **1896—99,** *An account of the Crustacea of Norway. Vol. 2. Isopoda. Bergen.* — **1897,** *Pelagic Entomostraca of the Caspian sea. Annuaire*

Mus. Pétersbourg, p. 1. — **1898 a**, *On some South African Phyllopoda raised from dried mud. Arch. Math. Nat. Kristiania, Bd. 20, No. 4.* — **1898 b**, *The propagation and early development of Euphausiidae. Ibid., Bd. 20, No. 11.* — **1899**, *Account on the postembryonal development of Pandalus borealis. Rep. Norw. Fish. mar. Invest. Kristiania, Vol. 1, No. 3.* — **1899—1900**, *An account of the Crustacea of Norway. Vol. 3. Cumacea. Bergen.* — **1901—03**, *Idem. Vol. 4. Calanoidea.* — **1904**, *On a remarkable new Chydorid, Saycia orbicularis. Arch. Math. Nat. Kristiania, Bd. 26, No. 8.* — **1906**, *Postembryonal development of Athanas nitescens Leach. Ibid., Bd. 27, No. 10.*

Sayce, O. A., 1909, *On Koonunga cursor, remarkable new type of Malacostracous Crustacean. Trans. Linnean Soc. London, Ser. 2, Vol. 11, p. 1.*

Schimkewitsch, W., 1900, *Beitrag zur Frage über die Abstammung der Crustaceen. Trav. Soc. Natural. Pétersbourg, T. 30, p. 43.*

Schleip, W., 1908, *Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetisch und bei geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostracoden. Arch. Zellf. Leipzig, Bd. 2, S. 390.*

Schmeil, O., 1892—96, *Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. Bibl. zool., Heft 11, 15, 21.*

Schönichen, W., 1898, *Der Darmkanal der Onisciden und Aselliden. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 65, S. 143.*

Scott, A., 1901, *Lepeophtheirus and Lernaea. Liverpool M. B. C. Mem., No. 6.*

Scourfield, D. J., 1905, *Die sogenannten Riechstäbchen der Cladoceren. Forschber. Plön, Teil 12, S. 340.*

Semper, C., 1878, *Ueber die Lunge von Birgus latro. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 30, S. 282.*

Smith, G. W., 1904, *Metamorphosis and life-history of Gnathia maxillaris. Mitt. z. St. Neapel, Bd. 16, S. 469.* — **1905**, *High and low dimorphism. Ibid., Bd. 17, S. 312.* — **1906**, *Rhizocephala. Fauna Flora Neapel, Monogr. 29.* — **1907**, *The fixation of the Cypris larva of Sacculina carcini (Thompson) upon its host, Carcinus maenas. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 51, p. 625.* — **1909**, *On the Anaspidacea, living and fossil. Ibid., Vol. 53, p. 489.*

Spangenberg, F., 1875, *Zur Kenntnis von Branchipus stagnalis. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 25, Suppl., S. 1.* — **1878**, *Bemerkungen zur Anatomie der Limnadia Hermanni Brogn. Ibid., Bd. 30, Suppl., S. 474.*

Spitschakoff, Th., 1911, *Lysmata seticaudata Risso, als Beispiel eines echten Hermaphroditismus. Biol. Zeitschr. Moskau, Bd. 2, S. 164.*

Spencer, W. K., 1902, *Zur Morphologie des Zentralnervensystems der Phyllopoden. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 71, S. 508.*

Stappers, L., 1909, *Recherches anatomiques sur le tube digestif des Sympodes. Cellule, T. 25, p. 350.*

Stebbing, T. R. R., 1888, *Report on the Amphipoda. Rep. Challenger, Part 67.* — **1906**, *Amphipoda Gammaridea. Tierreich, Lief. 21.*

Steuer, A., 1895, *Saphirinen des Mittelmeers und der Adria. Denkschr. Akad. Wien, Bd. 62.* — **1903**, *Mytilicola intestinalis n. g. n. sp. Arb. z. Inst. Wien, Bd. 15, S. 1.* — **1904**, *Ueber eine neue Cirripedienlarve aus dem Golf von Triest. Ibid., S. 113.*

Stingelin, Th., 1897, *Ueber jahreszeitliche, individuelle und lokale Variation bei Crustaceen. Forschber. Plön, Teil 5, S. 150.*

Stoller, J. H., 1899, *On the organs of respiration of the Oniscidae. Zoologica, Heft 25.*

Strauss, E., 1909, *Das Gammaridenauge. Ergeb. D. Tiefsee-Exp., Bd. 20, S. 1.*

Sudler, M. T., 1899, *The development of Penilia Schmackeri Richard. Proc. Boston Soc. n. H., Vol. 29, p. 109.*

Ter-Poghossian, A., 1909, *Beiträge zur Kenntnis der Exkretionsorgane der Isopoden. Zeitschr. Naturw. Halle, Bd. 81, S. 1.*

Thiele, J., 1904 a, *Beiträge zur Morphologie der Arguliden. Mitt. z. Mus. Berlin, Bd. 2, Heft 4.* — **1904 b**, *Die Leptostraken. Ergeb. D. Tiefsee-Exp., Bd. 8, S. 1.* — **1905**, *Betrachtungen über die Phylogenie der Crustaceenbeine. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 82, S. 445.*

Thienemann, A., 1903, *Statocysten bei Anthura gracilis. Z. Anz., Bd. 26, S. 406.*

Thompson, M. T., 1903 a, *A rare Thalassinid and its larva. Proc. Boston Soc. n. H., Vol. 31, p. 1.* — **1903 b**, *The metamorphoses of the hermit crab. Ibid., p. 147.*

Trojan, E., 1907, *Zur Lichtentwickelung in den Photosphärien der Euphausien. Arch. mikr. Anat., Bd. 70, S. 177.*

Tschetwerikoff, S., 1911, *Beiträge zur Anatomie der Wasserassel (Asellus aquaticus L.). Bull. Soc. Nat. Moscou, Sér. 2, T. 24, p. 377.*

Turner, C. H., 1896, *Morphology of the nervous system of Cypris. Journ. comp. Neur. Cincinnati, Vol. 6, p. 20.*

Vávra, W., 1891, *Monographie der Ostracoden Böhmens. Arch. nat. Landesdurchf. Prag, Bd. 8, No. 3.*

Vejdovský, F., 1877, *Untersuchungen über die Anatomie und Metamorphose von Tracheliastes polycolpus Nordm. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 29, S. 15.* — **1901,** *Zur Morphologie der Antennen- und Schalendrüse der Crustaceen. Ibid., Bd. 69, S. 378.* — **1907,** *Ueber einige Süßwasser-Amphipoden. 3. Die Augenreduktion bei einem neuen Gammariden. Sitzungsber. Ges. Prag 1905, No. 28.*

Verhoeff, K. W., 1901, *Einige Mitteilungen über Land-Isopoden. Berl. entom. Zeitschr., Bd. 46, S. 17.*

Vester, H., 1900, *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Phronimopsis. Dissertation Leipzig.*

Viré, A., 1904, *Sur quelques expériences effectués au laboratoire des catacombes du Musée d'Histoire Naturelle. C.-R. Acad. Paris, T. 138, p. 706.*

Voigt, W., 1892, *Synapticola teres n. g., n. sp., ein parasitischer Copepode aus Synapta Kefersteinii Sel. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 53, Suppl., S. 31.*

Vosseler, J., 1901, *Die Amphipoden. 1. Hyperiidea, I. Ergeb. Plankton-Exp., Bd. 2.*

Wagner, J., 1896, *Untersuchungen . . . . über die embryonale Entwickelung von Neomysis vulgaris, var. baltica Czern. Arb. nat. Ges. Petersburg, Bd. 26.*

Waite, F. C., 1899, *The structure and development of the antennal glands in Homarus americanus Milne Edwards. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 35, p. 151.*

Wallengren, H., 1901, *Ueber das Vorkommen und die Verbreitung der sogenannten Intestinaldrüsen bei den Decapoden. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 70, S. 321.*

Warren, A., 1901, *A preliminary account on the development of the free-swimming nauplius of Leptodora hyalina (Lillj.). Proc. royal Soc. London, Vol. 68, p. 210.*

Wasserloos, E., 1908, *Zur Kenntnis der Metamorphose von Sergestes arcticus Kr. Z. Anz., Bd. 33, S. 303.*

Watanabe, H., 1897, *The phosphorescence of Cypridina Hilgendorfii Müller. Annot. z. Japon. Tokyo, Vol. 1, p. 69.*

Watase, S., 1890, *On the morphology of the compound eyes of Arthropods. Stud. biol. Lab. J. Hopkins Univ., Vol. 4, p. 287.*

Weber, M., 1881, *Anatomisches über Trichonisciden. Arch. mikr. Anat., Bd. 19, S. 579.* — **1884,** *Die Isopoden . . . „Willem Barents". Bijdragen Dierkunde.*

Wege, W., 1911, *Morphologische und experimentelle Studien an Asellus aquaticus. Z. Jahrb. Phys., Bd. 30, S. 217.*

Weismann, A., 1874, *Ueber Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina Lillj. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 24, S. 349.* — **1877,** *Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden, 2—4. Ibid., Bd. 28, S. 93.* — **1879,** *Idem, 6—7. Ibid., Bd. 33, S. 55.*

Weldon, W. F. R., 1889, *The coelom and nephridia of Palaemon serratus. Journ. mar. biol. Ass. London, Ser. 2, Vol. 1, p. 162.* — **1891,** *The renal organs of certain Decapod Crustacea. Q. Journ. micr. Sc., Ser. 2, Vol. 32, p. 279.*

Wenke, W., 1908, *Die Augen von Apus productus. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 91, S. 236.*

Williams, L. W., 1907, *The stomach of the lobster and the food of larval lobsters. 37. Rep. Inland Fish. Rhode Isl., p. 151.*

Williamson, H. Ch., 1904, *Contributions to the life-histories of the edible crab (Cancer pagurus) and other Decapod Crustacea. 22. Rep. Fish. Scotland, Part 3, p. 100.*

Wilson, Ch. B., 1904, *A new species of Argulus. Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 27, p. 627.* — **1905,** *North American . . . . Caligidae. Part 1. Ibid., Vol. 28, p. 479.* — **1907,** *Additional notes on the development of the Argulidae. Ibid., Vol. 32, p. 411.* — **1911,** *North American . . . . Lernaeopodidae. Development of Achtheres ambloptilis Kellicott. Ibid., Vol. 39, p. 189.*

Wirén, A., 1896, *Ueber die Selbstverstümmelung bei Carcinus maenas. Festschr. Lilljeborg, Upsala, p. 301.*

Wolf, E., 1905, *Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Z. Jahrb., Syst., Bd. 22, S. 101.*

Wollebäk, A., 1909, *Remarks on Decapod Crustaceans of the North Atlantic and the Norwegian fjords. Bergens Mus. Aarb. 1908, No. 12.*

Woltereck, R., 1898, *Zur Bildung und Entwickelung des Ostracodeneies. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 64, S. 596.* — **1903,** *Bemerkungen zu den Amphipoda Hyperiidea der deutschen Tiefsee-Expedition. 1. Thaumatopsidae. Z. Anz., Bd. 26, S. 447.* — **1904,** *Idem, 2, 3. Ibid., Bd. 27, S. 553, 621, 627.* — **1909,** *Amphipoda. Die Hyperiidea Gammaroidea. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 52, p. 145.*

Wrześniowski, A., 1879, *Vorläufige Mitteilungen über einige Amphipoden, 6. Z. Anz., Bd. 2, S. 447.*
Zaddach, G., 1841, *De Apodis cancriformis Schaeff. anatome et historia evolutionis. Dissertation Bonn.*
Zenker, W., 1854, *Monographie der Ostracoden. Arch. Naturg., Bd. 20, S. 1.*
Zograf, N. v., 1904, *Das unpaare Auge, die Frontalorgane und das Nackenorgan einiger Branchiopoden. Berlin.* — **1907,** *Phyllopodenstudien. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 86, S. 446.*
Zwack, A., 1907, *Das Ephippium von Simocephalus vetulus Schoedler. Zeitschr. wiss. Z., Bd. 86, S. 304.*

Inhaltsverzeichnis.

II. Hauptklasse: **Merostomata.**

Von

Dr. **Marie Daiber,** Zürich.

Mit 12 Figuren im Text.

Die Merostomata sind mit Ausnahme einer einzigen Familie (Xiphosuridae) völlig ausgestorben. Sie lebten während des paläozoischen Zeitalters.

Systematische Uebersicht.

Der Körperstamm zerfällt in Cephalothorax und Abdomen. Ein präorales scherenförmiges Gliedmaßenpaar. Gliedmaßen des Cephalothorax aus einer Reihe von Gliedern bestehend. Gliedmaßen des Abdomens Blattbeine von Spaltbeincharakter.

1. Ordnung: **Gigantostraca** (Eurypteridae) (Fig. 1).

Mit ungegliedertem, relativ kleinem Cephalothorax und langgestrecktem, aus 12 Segmenten zusammengesetztem Abdomen. An das 12. Abdominalsegment reiht sich ein Schwanzstachel oder ein flossenförmiges Endsegment an. Hinter dem Mund eine große, ovale Platte, das Metastoma. Eurypterus (Fig. 1), Pterygotus (Fig. 2).

2. Ordnung: **Xiphosura** (Poecilopoda).

Großer schildförmiger Cephalothorax. Abdomen aus freien oder verschmolzenen Segmenten bestehend. 1. Familie: Hemiaspidae (Fig. 3 und 4). Ausgestorbene paläozoische Formen. Meist freie, selten verschmolzene Abdominalsegmente. Bunodes, Hemiaspis, Belinurus, Prestwichia. — 2. Familie: Xiphosuridae (= Limulidae) (Fig. 5). Umfangreicher, gewölbter Cephalothorax, flaches, schildförmiges Abdomen. Langer, postanaler Schwanzstachel. 1. Gattung: Xiphosura. Gliederung des Operculum ähnlich derjenigen der Kiemenfüße (Fig. 6). (Distales Glied des Endopoditen frei beweglich; distale Glieder der Exopoditen beider Seiten weit voneinander getrennt.) Ostküste von Nord- und Zentralamerika. Xiphosura polyphemus (= Limulus polyphemus Latr.). 2. Gattung: Tachypleus. Operculum stärker spezialisiert. (2. und 3. Glied des Endopoditen jederseits zu einer dreieckigen Platte verschmolzen. Endglieder des Exopoditen einander stark genähert und länger als diejenigen des Endopoditen.) Ostküste von Asien;

Molukken. Tachypleus gigas (= Limulus molukkanus Latr.), Tachypleus hoeveni (= Limulus molukkanus v. d. Hoeven). 3. Gattung: Carcinoscorpius. (Am Operculum Endglieder von Exopodit und Endopodit gleich lang, dreieckig). Golf von Siam. Molukken. Philippinen. Carcinoscorpius rotundicauda (= Limulus rotundicauda Latr.)[1]).

I. Aeußere Organisation.

A. Der Körperstamm

der Merostomata läßt zunächst zwei Hauptabschnitte unterscheiden, ein vorderes, äußerlich ungegliedertes Kopfbruststück (Cephalothorax), das der Zahl der vorhandenen Gliedmaßen nach aus mindestens 6 verschmolzenen Segmenten besteht und ein aus einer verschieden großen Zahl freier oder verschmolzener Segmente zusammengesetztes Abdomen, dessen 6 vorderste Segmente mit Blattbeinen ausgerüstet sind.

Bei den Gigantostraken (Fig. 1 und 2), diesen größten aller Arthropoden, wird die vordere Region des langgestreckten und — besonders deutlich bei Pterygotus — mit Schuppen bedeckten Körperstammes häufig auch als „Kopf“ bezeichnet. Ein Vergleich mit den Körperregionen und Gliedmaßen von Limulus läßt jedoch die Auffassung des unsegmentierten vordersten Abschnittes als „Kopfbrust“ gerechtfertigt erscheinen. Der äußerlich ungegliederte Cephalothorax der Gigantostraken ist relativ klein. Er trägt 2 zusammengesetzte Seitenaugen und der Medianlinie genähert 2 Ocellen. Das Abdomen besteht aus 12 Segmenten, wovon die 6 ersten mit 5 Paar blattförmigen Gliedmaßen ausgerüstet sind. An das letzte Abdominalsegment reiht sich ein Schwanzstachel an (Eurypterus) oder ein flossenförmiges Endsegment (Pterygotus).

Die Hemiaspidae besitzen einen ansehnlichen, von einem Schilde bedeckten Cephalothorax und ein aus meist freien, selten verschmolzenen Segmenten bestehendes Abdomen, auf welches ein kräftiger Schwanzstachel folgt. Der Kopfbrustschild scheint 2 zusammengesetzte Seitenaugen zu besitzen (in den meisten Fällen sind dieselben nicht deutlich). Ocellen sind nicht nachgewiesen. Zwei dorsale Längsfurchen verleihen dem Abdomen ein trilobitenartiges Aussehen.

Mit Bezug auf die Ausbildung des abdominalen Körperabschnittes nehmen die Hemiaspiden eine vermittelnde Stellung ein zwischen den Gigantostraken und den Limuliden: Bei Eurypterus (Fig. 1) folgen auf den Cephalothorax 12 freie Abdominalsegmente, von welchen die 6 letzten durch Fehlen von Gliedmaßen und ringförmige Ausbildung, sowie durch die schmälere und längere Form deutlich von den 6 vorderen sich abheben (daher die Region derselben oft auch als „Postabdomen“

---

1) Außer der Beschaffenheit des Operculum ist noch besonders die verschiedenartige Umwandlung von Extremitäten des Cephalothorax zu Klammerorganen beim Männchen sowie die spezielle Ausbildung der am Seitenrand des Abdominalschildes befindlichen, beweglichen Stacheln usw. von großem taxonomischem Wert. Doch kann hierauf nicht näher eingegangen werden. — Wie aus dem systematischen Ueberblick ersichtlich ist, wurden früher sämtliche Arten der Xiphosuridae (= Limulidae) in einer einzigen Gattung (Limulus) vereinigt. Es sei gestattet, für die weitere, vergleichend-anatomische Betrachtung die Bezeichnung Limulus für sämtliche Vertreter der Familie beizubehalten.

bezeichnet wird). Die Abdominalsegmente zeigen bei den Hemiaspiden durch Verminderung der Zahl und zunehmende Verschmelzung ein Verhalten, das überleitet zu den Verhältnissen bei Limulus. Bei Hemiaspis (Fig. 3) sind noch deutlich zwei Regionen am Abdomen ausgeprägt, eine vordere mit 6 und eine hintere mit 3 freien Segmenten. Bei Belinurus sind die 3 hintersten der insgesamt 8 Abdominalsegmente verschmolzen, und bei Prestwichia (Fig. 4) endlich sind sämtliche, in der Zahl 7 vorhandenen Segmente des Abdomens verschmolzen.

Der Körperstamm von Limulus (Fig. 5) ist von einem harten und dicken Chitinpanzer bedeckt. Die Kopfbrust (Cephalothorax, Prosoma) ist sehr umfangreich, beinahe halbmondförmig, mit 2 seitlichen, nach hinten gerichteten Hörnern. Auf ihrer Rückenseite finden sich 2 zusammengesetzte Seitenaugen und vor ihnen, der Medianlinie sehr genähert, 2 Ocellen. Die Oberseite der Kopfbrust ist gewölbt, die Unterseite konkav vertieft.

Das flache, ungegliederte Abdomen (Opisthosoma), welches mit der Kopfbrust artikuliert, ist im Umriß annähernd sechseckig und an den Seitenrändern mit (je 6) beweglichen

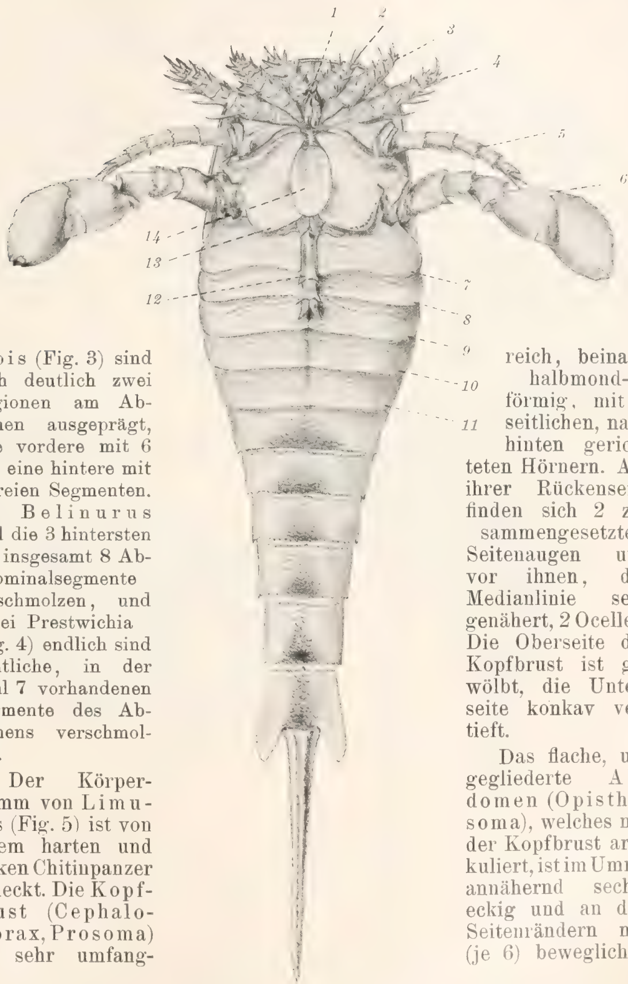


Fig. 1. Restaurierte Darstellung der **Unterseite von Eurypterus fischeri** Eichw. *1—6* die 6 Extremitätenpaare des Cephalothorax, *7—11* die 5 Blattfüße der ersten 6 Abdominalsegmente, *12* Medianzipfel, *13* Kaulade des großen Ruderfußes, *14* Metastoma.

Stacheln bewaffnet, deren spezielle Form und Größe systematisch wichtig ist. An das Abdomen schließt sich ein beweglich mit demselben verbundener, mehr oder weniger schwertförmiger, postanaler Schwanzstachel an.

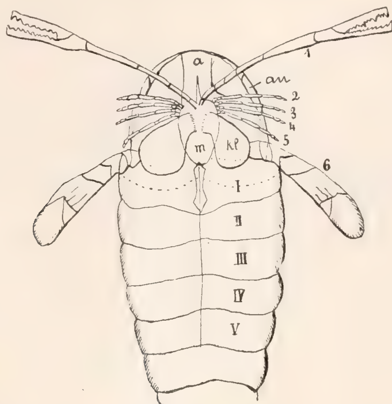


Fig. 2. **Pterygotus osiliensis**, oberer Silur, Unterseite restauriert. *a* Epistoma, *au* Auge, *m* Metastoma, *1—6* Füße (*1* Chelicer, *6* Ruderfuß mit großer Kaulade *Kl*), *I—IV* Bauchplatten. Nach Schmidt 1883.

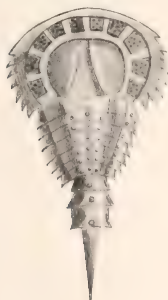




Fig. 3. Fig. 4.

Fig. 3. **Hemiaspis limuloides** Wood. Nach Woodward aus Bernard 1895. (In der schematischen Figur sind irrtümlicherweise 7 Abdominalsegmente — statt 6 — eingezeichnet.)
Fig. 4. **Prestwichia rotundata** Prestw. Nach Woodward aus Bernard 1895.

B. Die Gliedmaßen.

Bei den Hemiaspiden sind Gliedmaßen bis jetzt nicht aufgefunden. Die Unterseite ist unbekannt.

Die übrigen Merostomata besitzen an der Kopfbrust 6 Paar Gliedmaßen und am Abdomen eine Reihe von Blattbeinen.

a) Die Extremitäten der Kopfbrust. Gigantostraca. Der als Cephalothorax bezeichnete vorderste Körperabschnitt (Fig. 1 und 2) trägt 6 Extremitätenpaare, die aus einer Reihe von Gliedern bestehen und daher als Stabbeine bezeichnet werden können. Das vorderste Paar liegt vor dem Mund und ist scherenförmig, bei Eurypterus ein kleines 2-gliedriges Scherenpaar, bei Pterygotus (Fig. 2) ein langer Scherenfuß mit kräftiger Schere. Die Basalglieder der 5 folgenden Beinpaare inserieren im Umkreis des Mundes und besitzen eine nach innen gerichtete, besonders beim letzten Fußpaar stark entwickelte Kaulade. Das letzte Beinpaar der Kopfbrust ist viel stärker als die übrigen entwickelt, ruderförmig und diente offenbar als Schwimmfuß. — Hinter dem Munde findet sich eine große, ovale Platte, das Metastoma.

Bei Eurypterus weisen die drei vordersten Kaubeine (Extremitätenpaar 2—4) 6—7 Glieder auf. Das 5. Beinpaar besitzt 8, das sechste 9 Glieder.

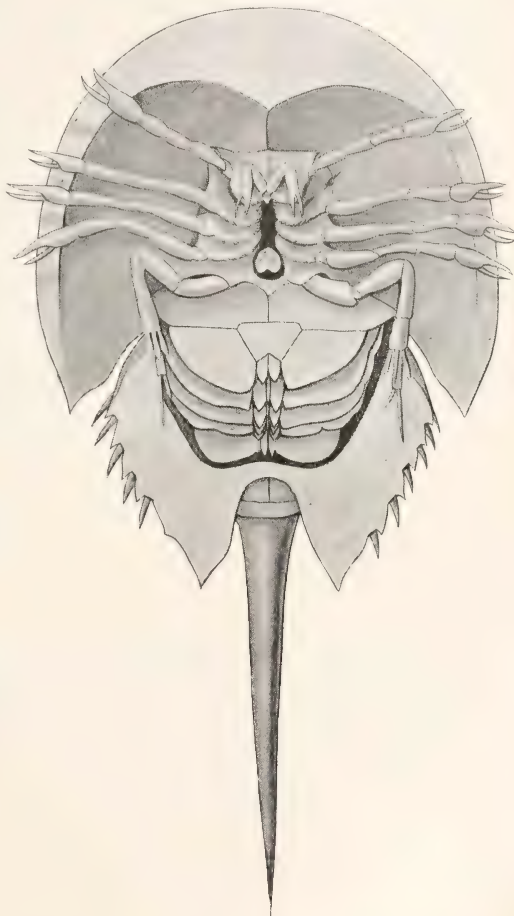


Fig. 5. **Limulus polyphemus**, junges Exemplar von der Bauchseite. Nach Packard 1880.

Limulidae (Fig. 5). Auf den Cephalothorax von Limulus entfallen wiederum 6 Gliedmaßenpaare, deren vorderstes vor dem Munde

liegt. Es ist klein, besteht aus 3 Gliedern und endet mit einer Schere. Es wird vom vorderen Teil der Schlundkonnektive aus innerviert und dürfte vielleicht dem 2. Antennenpaar der Crustaceen entsprechen, während ein den vorderen Antennen entsprechendes Gliedmaßenpaar bei Limulus fehlt. Auf das 1., als Cheliceren zu bezeichnende Gliedmaßenpaar folgen jederseits 5 kräftige und längere Stabbeine, die ebenfalls mit Scheren endigen. Sie entspringen zu Seiten der spaltförmigen Mundöffnung und besitzen je einen Kaufortsatz am Basalglied. Die Kauvorsprünge der 4 vorderen Beinpaare sind mit Dornen bewaffnet, die des 5. Paares aber haben eine scharfe und schneidige Innenkante. Das 5. Beinpaar ist außerdem noch durch abweichende Beschaffenheit der Endglieder und durch einen als Flabellum bezeichneten spatelförmigen Anhang am Basalglied ausgezeichnet, den man als Exopodit gedeutet hat.

Die 4. vorderen Gangbeine sind 6-gliedrig (doch besteht das 4. Glied wahrscheinlich aus ursprünglich 2 Gliedern). Das 5. und 6. Glied bilden die Schere. Am 5. Beinpaar jedoch ist das 5. Glied (bei den vorderen Beinpaaren den unbeweglichen Scherenarm darstellend) von länglicher Form und trägt an seinem distalen Ende eine Rosette von spatelförmigen Fortsätzen sowie das 6. Glied. Letzteres kann wiederum in zwei kleinen Anhängen endigen, die als Schere funktionieren. Das 5. Beinpaar dient hauptsächlich als Grab- und Lokomotionsorgan im Sande, außerdem als Putzorgan zur Reinigung der am Abdomen befindlichen Kiemenfüße.

Hinter dem Munde finden sich zwei griffelförmige Fortsätze, die Chilaria, die dem Metastoma der Gigantostraken entsprechen dürften.

b) Die Abdominalextremitäten. Eurypterus: An der Unterseite der 6 vordersten Abdominalsegmente finden sich 5 aus zwei Seitenhälften bestehende Platten, die sich dachziegelförmig übereinander schieben und darunter liegende, blättrige Kiemen bedecken. Die vorderste größte Platte wird als Operculum bezeichnet. Dasselbe bedeckt Segment 1 und 2 und besteht aus zwei Seitenteilen und dem dazwischen liegenden gegliederten sogenannten „Medianzipfel“. Die Verschiedenheit dieses letzteren in Gestalt und Gliederung wird (ob mit Recht?) als sekundäres Geschlechtsmerkmal aufgefaßt, und zwar werden die Exemplare mit größerem und reicher gegliedertem Medianzipfel als Weibchen betrachtet (Fig. 1).

Der hintere, aus 6 ringförmig geschlossenen Segmenten bestehende Teil des Abdomens ist gliedmaßenlos.

Limulus: Am Abdomen finden sich 6 Gliedmaßenpaare. Sie sind von blattförmiger Gestalt. Das 1. Paar bedeckt als Operculum die darauffolgenden. An der Innenseite des Operculum, rechts und links von der Mediane, liegen die Geschlechtsöffnungen. Die auf das Operculum folgenden 5 Abdominalgliedmaßen werden als Kiemenfüße bezeichnet: sie tragen jederseits auf ihrer oberen (d. h. dem Körper zugewandten) Seite eine Kieme, die aus zahlreichen, weichhäutigen Integumentduplikaturen besteht, die wie die Blätter eines Buches angeordnet sind.

Die blattförmigen Abdominalgliedmaßen sind Spaltbeine. Jeder Kiemenfuß zeigt die 2 typischen Aeste eines Spaltbeines, einen Außenast oder Exopodit (derselbe ist 3-gliedrig) und einen Innenast oder

Endopodit, der aus 4 Gliedern besteht, wovon die 2 distalen frei vorragen (Fig. 6 A). Die Blattbeine beider Seiten sind in der Mediane durch eine häutige Membran voneinander getrennt. Das Operculum ist den Kiemenfüßen ähnlich gestaltet und läßt wie diese 2 durch Nähte begrenzte Reihen von Feldern unterscheiden, eine äußere mit größeren Feldern (Exopodit) und eine innere mit kleineren Feldern

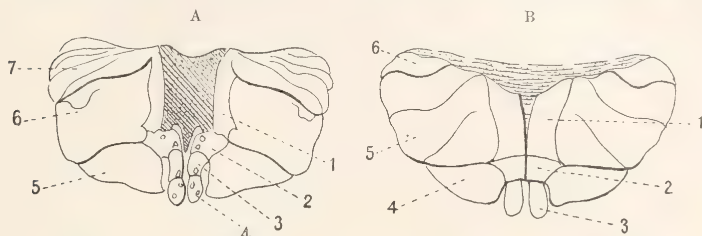


Fig. 6. A **Erster Kiemenfuß eines Limuliden.** *1—4* Endopodit, *5—7* Exopodit. B **Operculum von Limulus polyphemus.** *1—3* Endopodit, *4—6* Exopodit. Nach POCOCK 1902.

(Endopodit). Es unterscheidet sich von den Kiemenfüßen vor allem dadurch, daß die Platten beider Seiten in der Mediane auf eine größere oder kleinere Strecke miteinander verschmolzen sind. Auch erscheint die Zahl der Endopoditglieder vermindert (Fig. 6 B).

Die weitgehendste Aehnlichkeit mit den Kiemenfüßen besitzt, wie schon erwähnt (S. 253), das Operculum der amerikanischen Limulusart (Xiphosura polyphemus). Wenn man annehmen darf, daß ursprünglich

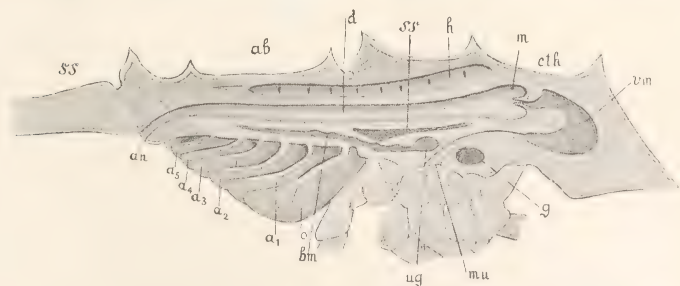


Fig. 7. **Medianer Längsschnitt durch einen jungen Limulus polyphemus.** a_1—a_5 kiementragende Abdominalanhänge, *ab* Abdomen, *an* After, *bm* Bauchmark, *cth* Cephalothorax, *d* Darm, *g* Gehirn, *h* Herz, *m* Magen, *mu* Mund, *o* Operculum, *ss* sternales, knorpeliges Endoskelett, *ss* Schwanzstachel, *ug* untere Schlundganglienmasse, *vm* Vormagen. Nach PACKARD 1880.

das Operculum den Kiemenfüßen gleich gestaltet war, so folgt daraus, daß mit Bezug auf dieses Merkmal Xiphosura ein primitiveres Verhalten zeigt als Tachypleus und Carcinoscorpius.

Die Blattbeine dienen außer zur Atmung auch zum Schwimmen.

Es kommt ein reich ausgebildetes Entoskelett vor.

Eine mit Fortsätzen versehene, unpaare sehnige Platte (Entosternit, Entochondrit) im Cephalothorax dient der Insertion der Beinmuskulatur, sowie dem Ansatz der abdominalen Längsmuskeln. Im Abdomen finden sich, metamer angeordnet, paarige Entapophysen, an der Basis der abdominalen Extremitäten nach innen vorragend. Die Entapophysen stellen Einstülpungen des ektodermalen Exoskelettes dar. Das Entosternit scheint mesodermalen Ursprungs zu sein.

II. Die innere Organisation von Limulus.

Nervensystem. Das Zentralnervensystem besteht aus einer den Schlund umgebenden Ganglienmasse im Cephalothorax, welche sich in einen gangliösen Bauchstrang im Abdomen fortsetzt. Die ringförmige Ganglienmasse im Cephalothorax erweist sich als aus folgenden Teilen bestehend: 1) dem vor dem Schlunde liegenden Gehirn (Fig. 8), welches die Nerven an die Seitenaugen und Ocellen

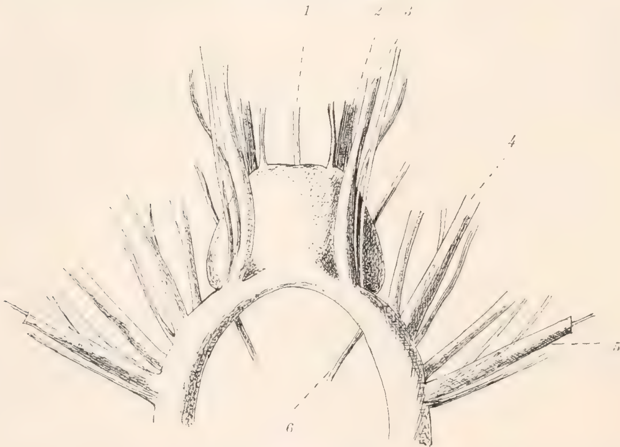


Fig. 8. **Vorderer Abschnitt der ringförmigen Ganglienmasse von Limulus.** Von der Ventralseite. *1* Ocellennerv, *2* Augennerv, *3* Chelicerennerv, *4* und *5* Nerven der 2. und 3. Extremität, *6* Eingeweidenerv. Nach Bouvier aus Viallanes 1893.

abgibt, und 2) sieben nahe aneinander gerückten postoralen Ganglienpaaren mit ihren Querkommissuren. Das 7. Paar, aus dem die Nerven für das Operculum entspringen, hat sich sekundär dem Schlundring angeschlossen. Der Bauchstrang des Abdomens besteht aus 6 Ganglienpaaren, von denen das letzte das größte ist und aus 3 verschmolzenen Ganglien bestehen soll. Die Ganglien eines Paares sind einander sehr genähert, so daß Querkommissuren äußerlich nicht wahrzunehmen sind. Die Konnektive (Längskommissuren), welche die auf-

einander folgenden Ganglien verbinden, sind in der Mediane durch einen feinen Längsspalt voneinander getrennt. Von den 5 vordersten Abdominalganglien gehen die Nerven an die Blattbeine ab. Jedes Ganglienpaar gibt 2 Nervenpaaren den Ursprung, wovon das hintere Paar die Kiemenfüße innerviert. Jeder Kiemennerv teilt sich an der Basis der Kieme in 3 Aeste. (Das Zentrum für die Atembewegungen ist ausschließlich in den Abdominalganglien zu suchen.) Abzweigungen der vorderen von den Abdominalganglien abgehenden Nerven vereinigen sich jederseits zu einem lateralen Längsnerven, der sich bis in den Thorax erstreckt (Fig. 9). Andere Aeste dieser vorderen Nervenpaare sollen mit dem mediodorsalen Herznerven in Verbindung treten.

Ein sympathisches Nervensystem ist vorhanden. Der paarige Eingeweidenerv entspringt am hinteren Rande des Gehirns auf der Dorsalseite (Fig. 8). Das zusammengesetzte Auge (Fig. 10) von Limulus verdient eine besondere Erwähnung. Ueber jedem der 2 zusammengesetzten Augen ist der Chitinpanzer verdickt, nach außen mit glatter Oberfläche, nach innen die darunter liegende Hypodermis (richtiger Epidermis) durch zapfenartige Fortsätze in ebensoviele Papillen vorstülpend.

Man kann jeden zu einem Chitinzapfen gehörenden Teil des Chitinpanzers als eine Einzellinse betrachten, und einer jeden solchen Einzellinse entspricht eine von ihren Nachbarlinsen völlig gesonderte, wahrscheinlich aus 10 Zellen bestehende Retinula mit Rhabdom, Pigment und Nerv. Die Retinulae liegen in der Epidermis. Das zusammengesetzte Auge von Limulus erweist sich also als aus zahlreichen, dichtgedrängten, aber selbständigen, einschichtigen Einzelaugen zusammengesetzt. Jedes Einzelauge entspricht einem einschichtigen Auge gewisser Myriapoden, und das ganze zusammengesetzte Auge entspricht der Summe der Augen einer Seite dieser Arthropoden, nur daß der Chitinpanzer bei Limulus eine allen Einzelaugen gemeinsame Verdickung darbietet. Ob die Augen des Skorpions zum

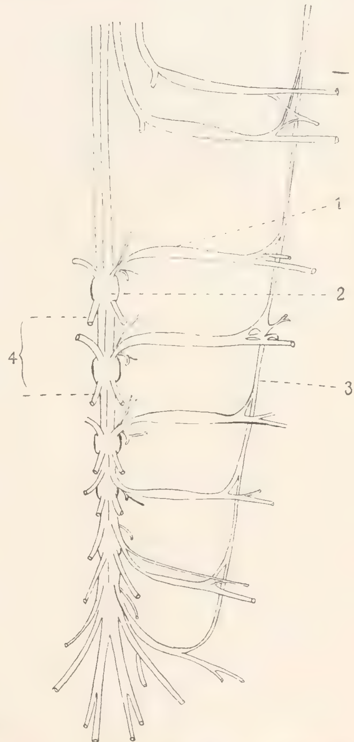


Fig. 9. **Bauchstrang von Limulus.** *1* Vorderer Nerv des 1. Abdominalganglions, *2* 1. Abdominalganglion, *3* lateraler Längsnerv, *4* hintere Nerven des 1. und 2. Abdominalganglions. Nach PATTEN und REDENBAUGH 1900.

Vergleich herbeigezogen werden dürfen, erscheint fraglich, da denselben nach neueren, entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen wahrscheinlich eine primäre Zweischichtigkeit zukommt.

Darmkanal. Vom großen Mund steigt ein langer Oesophagus nach vorn und oben auf, um in einen, im vorderen Teile des Cephalothorax gelegenen, muskulösen Kau- oder Vormagen einzumünden, dessen Chitinintima in zahlreichen Längsfalten in das Lumen vorspringt. Auf den Vormagen folgt ein in seinem Anfangsteil erweiterter, gestreckter Mitteldarm, welcher Cephalothorax und Abdomen durchzieht und vermittelst eines kurzen Enddarmes an der Basis des Schwanzstachels durch eine ventrale Afteröffnung nach außen mündet. In den Mitteldarm münden die 4 Ausführungsgänge von 2 Paar reich im Cephalothorax verästelten Hepatopankreasdrüsen. Mit Ausnahme des Mitteldarmes findet sich am ganzen Darm eine chitinige Intima.

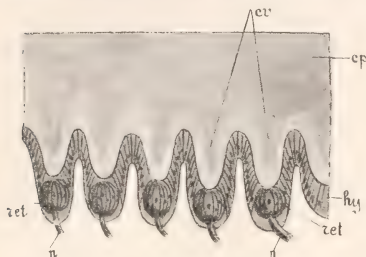


Fig. 10. **Teil eines Schnittes durch das Auge von Limulus.** *cp* Chitinpanzer, *cv* papillenförmig gegen die Einzelaugen vorspringende Verdickungen desselben, *hy* Hypodermis, *n* Nerven, *ret* Retinulae der Einzelaugen.

Zirkulationssystem. Das Herz ist ein langgestrecktes, mit 8 durch Klappen verschließbaren Ostienpaaren ausgestattetes Rückengefäß.

An seinem vorderen Ende soll ein 9. rudimentäres Ostienpaar vorhanden sein. Das Herz ist hinten blind geschlossen und setzt sich vorn in eine Arteria frontalis fort. An deren Ursprungsstelle gehen seitlich die Aortenbogen (Arteriae anteriores) ab, die, nach vorn und unten ziehend, den Vormagen umfassen und zu der dem Bauchmark entlang nach hinten verlaufenden Arteria ventralis sich vereinigen. Unterhalb der 4 vorderen Ostienpaare sodann gehen vom Herzen 4 Paar Arterien ab. Die Arterien jeder Seite vereinigen sich zu einem Längsgefäß (Arteria collateralis), die beiden Längsgefäße selbst vereinigen sich hinter dem Herzen zu der unpaaren, nach hinten verlaufenden Arteria abdominalis superior. Venen sind nicht ausgebildet. Aus Lakunen gelangt das Blut mittels zweier ventraler Venensinusse in die Kiemenfüße und von da durch 5 Branchiocardialkanäle in das Pericard und durch die Ostien in das Herz.

Median über dem Herzen verläuft ein großer unpaarer Herznerv, dem Ganglienzellen eingelagert sind. Außerdem sollen 2 laterale, der Ganglienzellen entbehrende Herznerven vorhanden sein.

Geschlechtsorgane. Die Geschlechter sind getrennt. Das kleinere Männchen unterscheidet sich äußerlich vom Weibchen auch dadurch, daß das vorderste (Xiphosura polyphemus) oder die beiden vordersten postoralen Beinpaare (Tachypleus gigas) nicht mit Scheren, sondern mit Klauen endigen.

Die Klauen kommen durch eine Modifikation der 2 letzten der 6 Extremitätenglieder zustande und dienen als Klammerorgane zur Fest-

heftung des Männchens am Hinterrande des Abdominalschildes des meist größeren Weibchens während der Begattung. Die Eier werden in Sandgruben abgelegt, die vom Weibchen ausgehöhlt und nach erfolgter Befruchtung der Eier mit Sand bedeckt werden.

Die 2 Ovarien stellen netzförmig verästelte Schläuche dar, die an verschiedenen Stellen von beiden Seiten her miteinander in Verbindung treten. Die beiden Ovidukte bilden vor ihrer Ausmündung eine taschenförmige Erweiterung. Die weiblichen Geschlechtsöffnungen liegen an der (dem Körperstamm zugekehrten) Innenseite der Opercularplatte, und zwar an ihrer Basis, rechts und links von der Mediane.

Die beiden Hoden bestehen aus einer großen Anzahl im Körper verbreiteter Bläschen, welche den sich vielfach verästelnden und anastomosierenden Samenleitern aufsitzen. Die männlichen Oeffnungen liegen an derselben Stelle wie die weiblichen.

Coxaldrüsen. Jederseits im Cephalothorax liegt eine im Leben lebhaft ziegelrot gefärbte Drüsenmasse, deren Mündung an der Basis der 5. Extremität (des vorletzten Gangbeinpaares) zu suchen ist und die als Exkretionsorgan dient.

Jede Drüse besteht aus einem horizontal und in der Längsrichtung verlaufenden stolonartigen Abschnitt, von dem nach außen 4 Divertikel abgehen, die zwischen die Basis der aufeinanderfolgenden Extremitäten sich erstrecken und blind endigen. Die unregelmäßig gestalteten Drüsenlappen erscheinen derart durch Bindegewebe untereinander und mit der umgebenden Muskulatur verknüpft, daß die Gesamtdrüse als eine kompakte Masse erscheint. In gewissen Entwickelungsstadien jedoch lassen sich schematisch folgende typische Abschnitte unterscheiden: ein proximal gelegenes drüsiges Endsäckchen, ein auf sich selbst zurückgebogener Drüsenkanal und eine ungefähr im Niveau des Endsäckchens gelegene Sammelblase (Harnblase), welche mittels eines kurzen Ausführungsganges an der Basis der 5. Extremität nach außen mündet. Endsäckchen und Schleifenkanal sind mesodermalen Ursprungs.

Die Coxaldrüsen von Limulus sind gleichwie die Antennen- und Maxillenniere der Crustaceen, die Coxaldrüsen der Arachnoiden und die Segmentalorgane der Protracheaten als modifizierte Cölomodukte annelidenartiger Vorfahren zu betrachten.

Ontogenie. Darüber sei nur folgendes bemerkt. Die 6 vordersten Gliedmaßenpaare treten zuerst und gleichzeitig auf; dann folgt das 7. Paar (Operculum) und das 8. (erstes kiementragendes) Abdominalfußpaar. Am Cephalothorax zeigen sich Andeutungen einer Segmentation. Der junge, aus dem Ei schlüpfende Limulus zeigt den Cephalothorax vollständig angelegt. Die Gliederung an diesem letzteren ist dann schon wieder verschwunden. Das Abdomen dagegen erscheint deutlich aus 8 Segmenten gebildet, doch sind die Segmente nicht gegeneinander beweglich. Der Schwanzstachel ist noch eine einfache, sehr kurze Platte. Die beiden zusammengesetzten Augen und die beiden Ocelli sind schon vorhanden. Hinter dem 2. (ersten kiementragenden) Abdominalfußpaar erscheint die Anlage des 3. Auf diesem Stadium hat die Larve ein trilobitenartiges Aussehen, das noch durch 2 dorsale Längsfurchen vermehrt wird (Fig. 11). Der allmähliche Uebergang des Trilobitenstadiums

in das Limulusstadium erfolgt dadurch, daß sich sukzessive von vorn nach hinten die noch fehlenden Abdominalblattbeine anlegen. Die Blattbeine werden gabelästig. Es entwickeln sich an ihnen die Kiemen, welche beim Trilobitenstadium nur am ersten kiementragenden (also zweiten) Abdominalfußpaar angelegt waren. Das Abdomen verliert die Segmentierung. Die Schwanzplatte verlängert sich fortschreitend zu dem Schwanzstachel.

Es gelangen während der Entwickelung deutliche, segmental angeordnete, paarige Cölomhöhlen in einer Reihe von Segmenten zur Ausbildung. Das weitere Schicksal derselben ist jedoch nicht leicht zu verfolgen, da früh (unter Lakunenbildung) eine Auflösung der sie be-

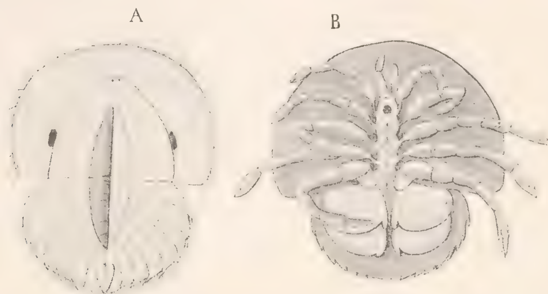


Fig. 11. **Limulus polyphemus im sogenannten Trilobitenstadium.** A Rückenseite, B Bauchseite. Nach Kingsley 1885.

grenzenden Cölothelwandungen beginnt. Die definitive Leibeshöhle ist, wie bei den Arthropoden überhaupt, ein gemischter Körperhohlraum, ein Mixocöl. Reste des Cöloms bleiben erhalten in den Coxaldrüsen und in den Ausführungsgängen der Geschlechtsdrüsen.

Die Coxaldrüsen scheinen vorwiegend dem Cölom des 5. Metamers ihre Entstehung zu verdanken. Während in den übrigen Metameren die ursprünglich ventral gelagerten Cölomsäckchen nach der Dorsalseite wandern und dort dem Auflösungsprozeß anheimfallen, bleibt im 5. Metamer ein Teil des Cöloms an der Ventralseite zurück. Von diesem abgeschnürten Teil wächst in der Längsrichtung und nach vorne gerichtet ein Divertikel aus, der sich mehr und mehr schlauchförmig verlängert und schließlich auf sich selbst zurückbiegt, so daß eine U-förmige Anlage zustande kommt, deren Bogen nach vorn gerichtet ist (Fig. 12). Der Kanal zeigt hohes Zylinderepithel, nur in dem ursprünglichen Cölomabschnitt bleibt Plattenepithel erhalten. Dieser Abschnitt stellt das Endsäckchen der Coxaldrüse dar. Der vom Endsäckchen abgehende Kanal erstreckt sich schließlich mit seinem proximalen Schenkel nach vorn bis in das 2. Segment und kehrt sodann, auf sich selbst zurückbiegend, zum Endsäckchen zurück. Am proximalen Schenkel des Nierenkanals gelangen vier nach außen gerichtete Divertikel zur Ausbildung. Der distale Schenkel desselben verbindet sich an seinem bis dahin blind geschlossenen Ende mit einer ihm entgegen wachsenden Ektodermeinstülpung, worauf unter Durchbruch der beidseitigen Wan-

dungen die äußere Drüsenmündung zustande kommt. Auf gewissen Stadien ist zwischen Nierenkanal und äußerer Mündung eine Sammelblase eingeschaltet. — Bezüglich der Entstehung der 4 abgehenden Drüsenlobi sind die Untersucher zu verschiedenen Resultaten gelangt. Während diese Drüsenabschnitte nach Kingsley (1893) als Divertikel des proximalen Schenkels der U-förmigen Drüsenanlage dem 5. Somiten ihre Entstehung verdanken, sollen dieselben nach den Untersuchungen von Patten und Hazen (1900) vielmehr Drüsenanlagen weiter vorn liegender Segmente repräsentieren, die sich mit der Drüsenanlage des 5. Somiten ver-

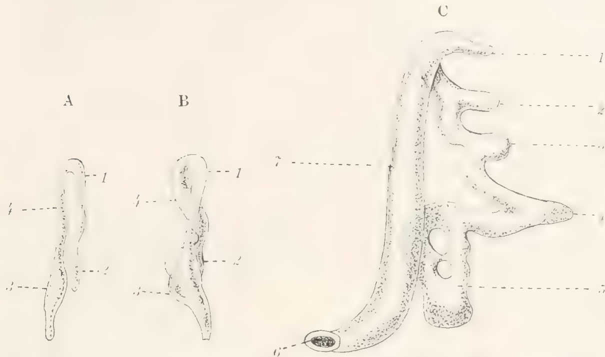


Fig. 12. Drei verschiedene **Entwickelungsstadien der Coxaldrüse von Limulus polyphemus.** (Nach Wachsmodellen.) A und B: *1* aufsteigender Schenkel des Nierenganges, *2* Endsäckchen, *3* Sammelblase, *4* absteigender Schenkel des Nierenganges. C: *1—4* Divertikel des aufsteigenden (proximalen) Nierenganges, *5* Endsäckchen, *6* Mündung, *7* absteigender (distaler) Schenkel des Nierenganges. Nach Kingsley 1893.

einigt hätten. Nach dieser Auffassung würden die Ausführungsgänge der Coxaldrüse aus Ausstülpungen der somatischen Ursegmentwand des 5. Somiten hervorgehen, die Drüse selbst aber aus Anlagen sich entwickeln, die ontogenetisch in sämtlichen 6 gliedmaßentragenden Cephalothoracalsegmenten als Differenzierungsprodukte der medianen somatischen Cölomwände zur Ausbildung gelangen. Die Anlagen des 1. und 6. Segmentes bilden sich wieder zurück, diejenigen des 2.—5. Segmentes bleiben in der Drüse des erwachsenen Tieres erhalten.

Die Ausführungsgänge der Geschlechtsdrüsen, die Gonodukte entstehen als medioventrale Divertikel des Cöloms im 1. Abdominalsomit (Operculumsegment). Sie wachsen gegen das Ektoderm vor und setzen sich mit einer seichten Ektodermeinstülpung in Verbindung. Ueber ihren Uebergang in die Gonaden sowie über das erste Auftreten dieser letzteren ist nichts Sicheres festgestellt.

Das Herz bildet sich zwischen den von beiden Seiten gegen die Dorsomediane vorwachsenden Somiten einer Reihe aufeinanderfolgender Segmente. Intersegmental entstehen die Ostien. — Das Nervensystem stellt anfänglich 2 deutlich voneinander getrennte längsverlaufende Ektodermverdickungen dar, an welchen die einzelnen Ganglien in Form segmentaler Anschwellungen zu erkennen sind. — Die Kiemen entstehen als sukzessiv auftretende Ausstülpungen des Ektoderms

der betreffenden Gliedmaßenanlagen. Die erste (also älteste) Ektodermfalte gelangt in der Mitte der Extremität zur Ausbildung, neue Falten schließen sich an in der Richtung gegen die Basis der Gliedmaßenanlage. Die Blätter einer jeden solchen Kiemenlamelle sind außen von zarter Chitincuticula überzogen und enthalten im Innern Mesodermfilamente, die in ihrem Verlauf ein System von Trabekeln mit dazwischen liegenden Lakunen darstellen. Die Lücken stellen Bluträume dar.

Systematische Stellung. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Merostomata mit den Krebsen sind jedenfalls sehr entfernte. Bei der Unmöglichkeit, die Extremitäten derselben mit typischen Krebsextremitäten zu homologisieren, die Gliederung des Körpers mit der Gliederung irgend eines Krebskörpers im einzelnen zu vergleichen, erscheint der Spaltfußcharakter der Abdominalgliedmaßen und des 6. Cephalothoracalfußpaares, abgesehen von der Kiemenatmung, als das einzige spezifische Krebsmerkmal. Die Entwickelungsstadien von Limulus deuten auf eine Verwandtschaft mit den Trilobiten hin. Jedenfalls können die Merostomata mit der Crustaceenklasse nur an der Wurzel zusammenhängen.

(Die von Walcott [1911] mitgeteilten Funde cambrischer Eurypteriden [Sydneyia inexpectans], welche durch den Besitz vielgliedriger Antennen ausgezeichnet wären, bedürfen wohl weiterer bestätigender Untersuchung, ehe sie mit Sicherheit theoretisch verwertet werden können.)

Von zahlreichen Forschern werden die Merostomata zu den Arachnoiden gestellt. Als Argumente für eine Vereinigung dieser in ihrer Gesamtheit als Chelicerata (Heymons) bezeichneten Gruppen kommen besonders in Betracht: die Gliederung des Körperstammes (Vergleich mit dem Skorpion), die Zahl und Gliederung der Extremitäten sowie die (noch umstrittene) Ansicht von der Homologie der Atmungsorgane beider Gruppen. Auf diese Fragen soll in dem Kapitel „Arachnoidea" näher eingegangen werden.

Uebersicht der wichtigsten Literatur.

Zur allgemeinen Orientierung.

1895. ***Bernard, F.***, *Éléments de Paléontologie. Paris.*
1909. ***Woods, H.***, *Eurypterida. The Cambridge Nat. Hist., Vol. 4.*
1910. ***v. Zittel, K.***, *Grundzüge der Paläontologie. 3. Aufl. (neu bearbeitet von F. Broili), I. Invertebrata. München und Berlin.*

Gigantostraca.

1859. ***Nieszkowski, J.***, *Der Eurypterus remipes aus den obersilurischen Schichten der Insel Oesel. Arch. Nat. Liv-, Est- und Kurl. Sér. 1, Bd. 2.*
1865. ***Woodward, H.***, *On a new genus of Eurypterida from the lower Ludlow rock of Leintwardine, Stropshire. Quart. Journ. geol. Soc. London, Vol. 21.*
1866—78. — *A monograph of British fossil Crustacea belonging to the order Merostomata. Palaeontographical Soc., Bd. 1—5.*
1883. ***Schmidt, Fr.***, *Miscellania Silurica III. 2. Die Crustaceenfauna der Eurypterenschichten von Rootziküll auf Oesel. Mém. Ac. St. Pétersbourg (7), Vol. 31.*
1893. ***Laurie, M.***, *The anatomy and relations of the Eurypteridae. Trans. R. Soc. Edinbourgh, Bd. 37.*
1899. ***Holm, G.***, *Ueber die Organisation des Eurypterus fischeri Eichw. Mém. Acad. St. Pétersbourg (8), T. 8.*

1901. **Beecher, C.**, *Discovery of Eurypterid remains in the cambrian of Missouri. Geol. Magaz., Dec. 4, Vol. 8.*
1911. **Wallcott, C.**, *Cambrian Geology and Paleontology. II. Middle cambrian Merostomata. Smithsonian miscell. Collect., Vol. 57.*

Xiphosura.

A. Anatomie.

1838. **Van d. Hoeven, J.**, *Recherches sur l'histoire naturelle et l'anatomie des Limules. Leyden.*
1858. **Gegenbaur, C.**, *Anatomische Untersuchungen eines Limulus. Abh. nat. Ges. Halle, Bd. 4.*
1871. **Dohrn, A.**, *Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Arthropoden. 1. Zur Embryologie und Morphologie des Limulus polyphemus. Jenaische Zeitschr., Bd. 6.*
1872. **van Beneden, E.**, *Sur la place que les Limules doivent occuper dans la classification des Arthropodes. Ann. Soc. entom. Belge, Vol. 15.*
1873. **Milne-Edwards, A.**, *Recherches sur l'anatomie des Limules. Ann. Sc. nat. (5), Vol. 17.*
1873. **Owen, C.**, *On the anatomg of the American King-crab (Limulus polyphemus Latr). Trans. Linn. Soc. London, Vol. 28.*
1880. **Packard, A.**, *The anatomy, histology and embryology of Limulus polyphemus. Anniv. Mém. Boston Soc. Nat. Hist., 1880.*
1881. **Lankester, E. R.**, *Limulus an Arachnid. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 21.*
1883. **Benham, W.**, *On the testis of Limulus. Trans. Linn. Soc., Vol. 11.*
1883. **Lankester, E. R.** und **Bourne, A.**, *The minute structure of the lateral and the central eyes of Scorpio and of Limulus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 23.*
1884. — *On the sceleto-trophic tissues and coxal glands of Limulus, Scorpio and Mygale. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 24.*
1885. **Benham, W.**, *On the muscular and endoskeletal systems of Limulus and Scorpio. Trans. Zool. Soc. London, Vol. 11.*
1885. **Gulland, G.**, *Evidence in favour of the view that the coxal gland of Limulus and of other Arachnida is a modified nephridium. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 25.*
1885. **Lankester, E. R.**, *A new hypothesis as to the relationship of the lung-book of Scorpio to the gillbook of Limulus. Journ. micr. Sc., Vol. 25.*
1891. — *Further studies on the brain of Limulus polyphemus. Zool. Anz., Bd. 14.*
1891 a. — *Further studies on the brain of Limulus polyphemus, with notes on its embryology. Mem. Nat. Ac. Sc. Washington, Vol. 6.*
1892. **Bouvier, E.**, *Observations sur l'anatomie du système nerveux de la Limule polyphème (Limulus polyphemus Latr.). Bull. Soc. Phil. Paris (8), T. 3.*
1893. **Hyde, J.**, *The nervous mechanism of the respiratory movements in Limulus polyphemus. Journ. Morph., Vol. 9.*
1893. **Viallanes, A.**, *Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. 1. Le cerveau de la Limule (Limulus polyphemus). Ann. Sc. nat. (7), T. 14.*
1894. **Patten, W.**, *On the morphology and physiology of the brain and sense organs of Limulus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 35.*
1895. **Tower, R.**, *The external opening of the „brick-red" gland in Limulus polyphemus. Zoolog. Anz., Bd. 18.*
1898. **Munson, J.**, *The ovarian egg of Limulus. Journ. Morph., Vol. 15.*
1900. **Patten, W.** und **Hazen, A.**, *The development of the coxal glands, branchial cartilages and genital ducts of Limulus polyphemus. Journ. Morph., Vol. 16.*
1900 a. — und **Redenbaugh, W.**, *Studies on Limulus. I. The endocrania of Limulus, Apus, and Mygale, ibid.*
1900 b. — — *Studies on Limulus. II. The nervous system of Limulus polyphemus, with observations upon the general anatomy, ibid.*
1902. **Pocock. R.**, *The taxonomy of recent species of Limulus. Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. 9.*
1909. **Annandale, N.**, *The habits of the Indian king-crab. Rec. Ind. Mus., Vol. 3.*

B. Ontogenie.

(S. a. unter Anatomie: 1871 **Dohrn**, *1880 und 1891* **Packard**, *1898* **Munson**, *1900* **Patten** *und* **Hazen**.*)*

1870. **Packard, A.**, *On account of the development of Limulus polyphemus. Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 14.*

1871. — The development of Limulus polyphemus. Mem. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 2.
1871a. — On the embryology of Limulus polyphemus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 11.
1874. — Further observations on the embryology of Limulus with notes on the affinities. Proc. Amer. Ass. Adv. Sc., 22th meeting.
1885. **Kingsley, J.,** *Notes on the embryology of Limulus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 25.*
1891. **Kishinouye, R.,** *A preliminary note on the development of Limulus longispinus Zool. Anz., Bd. 14.*
1892. — On the development of Limulus longispinus. Journ. Coll. Sc. Univ. Japan, Vol. 5.
1892—93. **Kingsley, J.,** *The embryology of Limulus. Journ. Morph., Vol. 7 u. 8.*

Inhalt.

II. Unterstamm oder Subphylum: **Arthropoda pulmonata.**

III. Hauptklasse: **Arachnoidea sive Chelicerota.**

Spinnenartige Gliederfüßler.

Von

Dr. **Marie Daiber,** Zürich.

Mit 49 Figuren im Text.

Keine den Fühlern der Crustaceen und tracheaten Arthropoden vergleichbaren Gliedmaßen. Mehrere vordere Leibessegmente (Kopflappen + 6 Segmente) zu einer als Kopfbrust (Cephalothorax) bezeichneten ungegliederten Region verschmolzen, welche 6 Paar Extremitäten trägt, von denen das vorderste vor den Mund gerückt ist. Die beiden vordersten Paare sind als Mundgliedmaßen entwickelt und werden das erste als Kieferfühler (Cheliceren), das zweite als Kiefertaster (Pedipalpen) bezeichnet. Die 4 übrigen Extremitätenpaare sind gegliederte, meist lange Beine. Abdomen gegliedert (Arthrogastres) oder ungegliedert (Hologastres), vom Cephalothorax gesondert oder mit dem Cephalothorax verschmolzen (Symphytogastres), ohne ausgebildete Gliedmaßen. Atmen entweder ausschließlich durch Lungen (Fächertracheen) oder durch Lungen und Röhrentracheen oder ausschließlich durch Röhrentracheen. Zahl der Stigmen beschränkt, höchstens 4 Paar. Die Stigmen liegen fast immer am Abdomen. Herz meist auf das Abdomen beschränkt, selten fehlend.

Systematische Uebersicht.

A. Arthrogastres.

Abdomen gegliedert, vom Cephalothorax gesondert.

I. Ordnung: Scorpionidea, Skorpione (Fig. 2, S. 275).

Der Körperstamm zerfällt in einen gedrungenen, ungegliederten Cephalothorax und ein großes, langes, gegliedertes Abdomen. Am Abdomen ist selbst wieder ein dickes und breites, 7-(ursprünglich 8-)gliedriges Präabdomen von einem schmalen, gestreckten, 5-gliedrigen Postabdomen abgesetzt. Das Endglied des letzteren trägt einen Giftstachel. Auf der Bauchseite des scheinbar 2., in Wirklichkeit 3. Abdominalsegmentes jederseits ein kammförmiger Anhang. Kieferfühler (Cheliceren) und Kiefertaster (Pedipalpen) endigen mit Scheren. Pedipalpen beinförmig, mit großer Schere. 4 Paar Lungen, deren Stigmen auf der Bauchseite des 4.—7. Abdominalsegmentes liegen. 1 Paar Mittelaugen,

2—5 Paar Seitenaugen. Fam. Buthidae. Seitenaugen jederseits 3 oder 5. „Sternum“ (ventrale Skelettplatte des Cephalothorax) nach vorn verschmälert, triangelförmig. Buthus. Centrurus. Androctonus. Fam. Scorpionidae. 3 Seitenaugen. Sternum fünfeckig, gestreckt. Scorpio. Pandinus. Heterometrus. Fam. Chactidae. 2 Seitenaugen. Selten alle Augen fehlend. Sternum pentagonal, nicht länger als breit. Euscorpius (Mittelaugen und 2 Seitenaugen jederseits vorhanden). Belisarius (sämtliche Augen fehlen).

II. Ordnung: Solpugidea (Solifugae). Walzenspinnen (Fig. 1, S. 274).

Kopf gesondert, Brust 3-gliedrig, Hinterleib 10-gliedrig, walzig. Cheliceren mit Scheren, Pedipalpen beinförmig, lang. Röhrentracheen. Ein Paar Stigmen am 1. der 3 freien Thoracalsegmente und je ein Paar am 2. und 3. Abdominalsegment. Galeodes. Solpuga.

III. Ordnung: Pseudoscorpionidea (Chernetidea), Afterskorpione (Fig. 3, S. 275).

Kopfbrust ungegliedert oder mit 2 Querfurchen. Abdomen breit, platt, 11—12-gliedrig. Weder Giftstachel noch Schwanzfaden vorhanden. Cheliceren und Pedipalpen ähnlich wie bei den Scorpioniden. Röhrentracheen. 2 Stigmenpaare, am 2. und 3. Abdominalsegment. Mit Spinndrüsen. 0—4 Augen. Kleine Tiere. Einzige Fam. Cheliferidae. Obisium, Chthonius (mit 4 Augen). Chelifer (2 Augen). Chernes, Chiridium (ohne Augen).

IV. Ordnung: Pedipalpi (Thelyphonidea), Geißelskorpione, Skorpionsspinnen (Fig. 13, S. 291).

Kopfbrust ungegliedert, deutlich vom Hinterleib abgesetzt. Letzterer niedergedrückt, aus 12 Segmenten bestehend. Cheliceren (Kieferfühler) klauenförmig, Pedipalpen (Kiefertaster) groß, endigen entweder klauen- oder scherenförmig. 1. Beinpaar mit geißelartigem Ende, fühlerartig. 2 Paar Lungen, deren Stigmen an der Bauchseite des 2. oder 3. Hinterleibsringes liegen. Thelyphonus (3 letzte Abdominalsegmente bilden einen stummelartigen, vom übrigen Abdomen deutlich abgesetzten Abschnitt, welcher einen langen gegliederten Schwanzfaden trägt). Phrynichus (= Phrynus). Admetus. Tarantula (ohne Schwanzfaden).

In die Nähe der Pedipalpen, von manchen Forschern (Börner 1904) in ein und dieselbe Ordnung[1]), werden zwei kleine Abteilungen gestellt: die Tartariden (Schizonotidae), Trithyreus, Schizonotus und die Mikrothelyphoniden (Palpigradi), Koenenia (Fig. 4). Bei den Tartariden sowohl als bei den Mikrothelyphoniden sind an dem eine gewisse Segmentierung zeigenden Cephalothorax 3 Abschnitte zu unterscheiden.

1) In diesem Falle wird die Ordnung der Pedipalpi folgendermaßen eingeteilt: 1. Unterordnung: Palpigradi. Fam. Koenenidae. 2. Unterordnung: Uropygi. Fam. Schizonotidae, Fam. Thelyphonidae. 3. Unterordnung: Amblypygi. Fam. Tarantulidae (Phrynichus [= Phrynus], Tarantula, Admetus).

V. Ordnung: Phalangidea (Opiliones). Afterspinnen.

Kopfbrust ungegliedert, Hinterleib dick und gedrungen, mit seiner ganzen Breite der Kopfbrust ansitzend, aus 9 mehr oder weniger verschmolzenen Segmenten bestehend. Cheliceren scherenförmig, Pedipalpen beinförmig, Beine oft außerordentlich lang und dünn. Röhrentracheen mit einem Stigmenpaar, das ventral an der Grenze zwischen Kopfbrust und Abdomen liegt. Ohne Spinndrüsen. Ohne Malpighische Gefäße. Fam. Phalangioidae. Phalangium. Leiobunum. Fam. Gonyleptidae. Gonyleptus. Fam. Trogulidae. Trogulus. Fam. Sironidae. Siro (= Cyphophthalmus). Stylocellus. [Die Cyphophthalmiden wurden früher häufig als besondere Ordnung von den Phalangidea getrennt. Die von Stecker (1876) beschriebene, durch interessante anatomische Verhältnisse ausgezeichnete Form Gibocellum scheint lediglich der Phantasie dieses Autors ihr Dasein verdankt zu haben und wird hier nicht weiter berücksichtigt.]

VI. Ordnung: Ricinulei (Podogona).

(Früher als Familie [Cryptostemmatoidae] zu der vorhergehenden Ordnung gestellt.)

Vorderende des Cephalothorax als bewegliche Platte abgesetzt. Abdomen aus 9 Segmenten bestehend. Cheliceren und Pedipalpen mit Scheren. Endglieder des 3. Gangbeinpaares beim Männchen als Kopulationsapparat umgewandelt. Röhrentracheen, deren Stigmen am Cephalothorax liegen. Augen fehlen. Einzige Fam. Cryptostemmatoidae. Cryptostemma. Cryptocellus.

B. Hologastres.

Abdomen ungegliedert, vom Cephalothorax gesondert.

VII. Ordnung: Araneidea, Spinnen.

Kopfbrust ungegliedert und Hinterleib ungegliedert, letzterer groß, eiförmig. Hinterleib durch einen engen, kurzen Stiel von der Kopfbrust abgesetzt. 2—4 Paar Spinnwarzen am Ende des Hinterleibes. Cheliceren klauenförmig, mit Giftdrüse. Pedipalpen beinförmig, Endglied beim Männchen in eigentümlicher Weise zu einem Uebertragungsorgan des Samens bei der Begattung umgestaltet (Fig. 44). Entweder ausschließlich Lungen oder Lungen und Röhrentracheen zugleich. (Ausschließlich Röhrentracheen besitzt die Fam. der Caponiidae.)

1. Unterordnung: Araneae theraphosae (Tetrapneumones).

Mit 4 Lungen, ohne Röhrentracheen. Die beiden Stigmenpaare ventral hinter der Basis des Abdomens. Meist 2 Paar Spinnwarzen. Fam. Liphistiidae. Abdomen mit 7 beweglichen Dorsalplatten bedeckt. 4 Paar Spinnwarzen in der Mitte der Ventralseite des Hinterleibes. Liphistius. Fam. Aviculariidae. 2 Paar Spinnwarzen, dem Hinterende genähert. Avicularia (= Mygale, Fig. 33, S. 311), Nemesia, Cteniza, Evagrus. Fam. Atypidae. Mit 3 Paar Spinnwarzen. Atypus.

2. Unterordnung: Araneae verae (Dipneumones).

Mit 2 Lungen (ausgenommen Caponiidae), die mit 2 Stigmen an der Basis des Hinterleibes ausmünden und mit Röhrentracheen, die mit einem unpaaren (seltener paarigen, Dysderidae) Stigma hinter dem Stigma der Lungen ausmünden. Das unpaare Stigma der Röhrentracheen ist meist weit nach hinten gerückt, so daß es vor den Spinnwarzen liegt. Mit 3 Paar Spinnwarzen. Hierher die meisten Spinngewebe anfertigenden Spinnentiere. Fam. Dysderidae (2 Stigmen für die Röhrentracheen), Dysdera, Segestria. Fam. Caponiidae, ohne Lungen, 2 Paar Röhrentracheen (Fig. 35), 2 Stigmenpaare, Caponia, Nops. Fam. Salticidae (Attidae), Springspinnen: Salticus, Attus. Fam. Lycosidae (Citigradae), Wolfspinnen: Lycosa (L. tarentula, Tarantelspinne), Trochosa. Fam. Thomisidae (Laterigradae), Krabbenspinnen: Thomisus, Philodromus, Xysticus. — Röhrenspinnen (Tubitelariae): Fam. Dictynidae, Dictyna. Fam. Agelenidae, Agelena, Argyroneta, Tegenaria. Fam. Drassidae, Drassus. Fam. Clubionidae, Clubiona. — Netzspinnen (Retitelariae): Fam. Theridiidae, Theridium, Latrodectus. Fam. Pholcidae, Pholcus. — Radspinnen (Orbitelariae): Fam. Argiopidae, Argiope, Araneus (= Epeira), Zilla, Meta.

C. Symphytogastres.

Abdomen ungegliedert, mit dem Cephalothorax verschmolzen.

VIII. Ordnung: Acarina, Milben.

Hinterleib mit der Kopfbrust verschmolzen. Körper ungegliedert. Mundteile beißend oder stechend und saugend. Atmungsorgane können fehlen oder vorkommen, im letzteren Falle sind sie Tracheen. Viele Milben leben parasitisch. A. Mit Tracheen versehene Milben: 1. Unterordnung: Prostigmata, Stigmen am vorderen Körperende, an der Basis des Rostrum, oder seitlich am Cephalothorax. Fam. Trombidiidae, Laufmilben: Trombidium, Tetranychus, Erythraeus. Fam. Tarsonemidae: Pediculoides, Pediculopsis. Fam. Hydrachnidae, Wassermilben: Atax, Hydrachne, Limnochares, Eulaïs, Thyas. Fam. Halacaridae, Meeresmilben, tracheenlos: Halacarus. Fam. Bdellidae, Schnabelmilben: Bdella. 2. Unterordnung: Metastigmata, Stigmen an der Basis der Beine. Fam. Parasitidae (= Gamasidae), Käfermilben: Parasitus (= Gamasus) (Fig. 5, S. 277). Fam. Holothyridae: Holothyrus. Fam. Uropodidae: Uropoda. Fam. Ixodidae, Zecken: Unterfam. Ixodinae; Ixodes, Rhipicephalus. Unterfam. Argasinae: Argas, Ornithodorus. Fam. Oribatidae, Hornmilben: Oribata, Leiosoma. — B. Milben ohne Tracheen: 3. Unterordnung: Astigmata, ohne Stigmen. Fam. Sarcoptidae. Unterfam. Sarcoptinae; Krätzmilben: Sarcoptes. Unterfam. Tyroglyphinae; Käsemilben: Tyroglyphus, Trichodactylus. Unterfam. Listrophorinae (= Dermaleichidae): Listrophorus. Unterfam. Analgesinae: Analges, Falculifer (= Pterolichus). Fam. Demodicidae, Haarbalgmilben: Demodex. Fam. Eriophyidae (= Phytoptidae), Gallmilben: Eriophyes (= Phytoptus).

Anhang zur Klasse der Arachnoidea.

Linguatulida (Pentastomiden). Zungenwürmer.

Körper wurmförmig, meist abgeflacht, äußerlich geringelt. Keine Mundwerkzeuge. 2 Paar bewegliche Haken in der Umgebung des Mundes. Sinnesorgane, Tracheen, Malpighische Gefäße und Mitteldarmdivertikel fehlen. Männliche Oeffnung vorn, hinter dem Mund, weibliche am hinteren Körperende. Schmarotzer. Linguatula (= Pentastomum). Linguatula rhinaria (= Pentastomum taenioides) (Fig. 45, S. 324). Parasitisch in der Nasen- und Rachenhöhle und im Hirnsinus des Hundes und Wolfes. Die Embryonen gelangen, eingeschlossen in ihre Eihüllen, mit dem Nasenschleim nach außen. Wenn sie in den Darm eines Kaninchens oder eines Hasen (oder auch einiger anderer Säugetiere) aufgenommen werden, so werden die Embryonen frei, dringen durch die Darmwand hindurch und in die Leber oder Lunge hinein. Hier kapseln sie sich ein und durchlaufen unter vielfachen Häutungen eine merkwürdige Metamorphose, deren Endresultat eine Larve ist, die man mit dem Namen Linguatula (= Pentastomum) denticulatum belegt hat. Diese Larve durchbricht schließlich ihre Kapsel und bewegt sich umher. Gelangt sie in irgendeiner Weise (wohl meist mit dem Fleische des Hasen oder Kaninchens) in den Mund und Rachen des definitiven Wirtes, so sucht sie sich ihren zukünftigen Aufenthaltsort auf und entwickelt sich unter Häutungen zum ausgebildeten Pentastomum. (Pentastomum proboscidium in der Lunge von Schlangen, die dazu gehörige Larvenform, P. subcylindricum, im Darm, der Leber und Milz kleinerer Tiere [Mäuse usw.], die den Wirten der geschlechtsreifen Form als Nahrung dienen.)

I. Aeußere Organisation.

A. Der Körperstamm.

Am Körperstamm der Arachnoiden ist in den meisten Fällen ein von der Brust gesonderter Kopf oder, was dasselbe sagen will, eine vom Kopf gesonderte Brust nicht zu unterscheiden. Es sind vielmehr fast immer eine Anzahl vorderer Segmente, mindestens 7, zu einem meist ungegliederten Körperabschnitt, der Kopfbrust oder dem Cephalothorax, verschmolzen. An diese Kopfbrust schließt sich dann hinten ein aus einer verschiedenen Anzahl von gesonderten oder verschmolzenen Segmenten bestehender Hinterleib (Abdomen) an, der indessen, wie dies bei den Acarinen (Milben) und Linguatuliden (?) der Fall ist, selbst wieder mit der Kopfbrust verschmelzen kann, so daß dann der Körperstamm weder segmentiert, noch in Regionen abgeteilt erscheint. Wir stoßen also auch innerhalb der Klasse der Arachnoidea nicht nur auf Verschmelzungen von Segmenten, auf eine Verwischung der Segmentation, sondern auch auf eine fortschreitende Konzentration des ganzen Körpers: denn es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, daß auch bei den Arachnoiden diejenigen Formen, bei denen der Körperstamm am reichsten und vollständigsten gegliedert ist, hierin ein ursprünglicheres Verhalten zeigen als die übrigen Formen. Am reichsten ist die Gliederung bei den Scorpioniden und Solpugiden, doch ist sie bei beiden Gruppen

sehr verschiedenartig. Die spezielle Art der Gliederung nimmt bei beiden unsere besondere Aufmerksamkeit in Anspruch.

Die Solpugiden (Fig. 1) erinnern in der Gliederung ihres Körperstammes außerordentlich an die Insekten. Im Gegensatz zu den übrigen Arachnoiden ist bei ihnen nicht nur der dem Cephalothorax entsprechende vordere Körperabschnitt deutlich gegliedert, sondern er zerfällt sogar in zwei Abschnitte, einen vorderen, ungegliederten (den man als „Kopf" bezeichnet und mit dem Kopf der Antennaten verglichen hat), und in einen hinteren, aus 3 Segmenten bestehenden Abschnitt (den man als „Thorax" aufgefaßt und mit dem 3-gliedrigen Thorax der Insekten sowie den 3 vordersten Rumpfsegmenten der Myriapoden verglichen hat). An den „Thorax" schließt sich das 10-gliedrige Abdomen an.

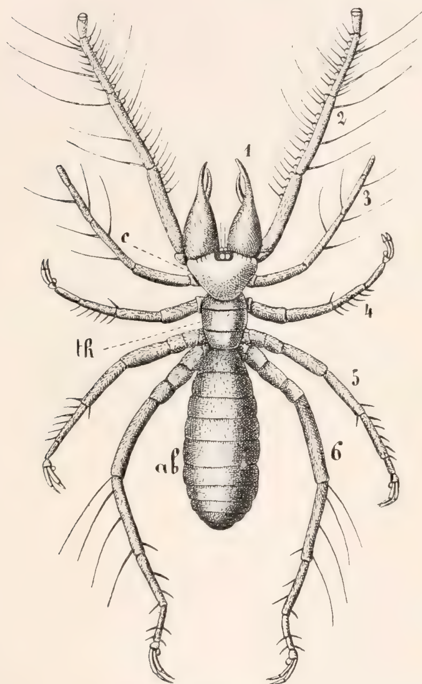


Fig. 1. **Galeodes dastuguei** ♀, natürliche Größe. *1—6* die 6 Extremitätenpaare, *1* Cheliceren, *2* Pedipalpen, *ab* Abdomen, *c* Kopf, *th* der 3-gliedrige Thorax. Nach Dufour.

Der Vergleichung der Segmente des Körperstammes der Solpugiden mit dem Kopfe und einer entsprechenden Anzahl Rumpfsegmente der Antennaten stehen jedoch beträchtliche Schwierigkeiten im Wege, welche sich vornehmlich aus einer Vergleichung der Extremitäten und des Nervensystems ergeben und weiter unten besprochen werden sollen. Auch die noch wenig erforschte Entwickelungsgeschichte der Solifugen hat bezüglich einer etwaigen Annäherung dieser Arachnoiden an die Insekten keine Anhaltspunkte ergeben. Ob in dem Auftreten von 3 freien Thoracalsegmenten ein ursprünglicher Zustand zu erblicken ist, steht dahin.

Bei den Scorpioniden (Fig. 2) ist die Kopfbrust im erwachsenen Zustande ungegliedert, beim Embryo aber läßt sie eine Gliederung in 7 Segmente, die Scheitellappen mitgerechnet, erkennen. Das Abdomen hingegen ist deutlich gegliedert und besteht

aus ursprünglich 13 Segmenten. Man kann an ihm wieder zwei Abschnitte unterscheiden, die deutlich voneinander abgesetzt sind. Der vordere Abschnitt, das breite Praeabdomen, besteht aus 8 Segmenten (von denen das erste jedoch nur während der Embryonalperiode deutlich zu unterscheiden ist), der hintere, schmälere, schwanzartige Abschnitt, das Postabdomen, besteht aus 5 Segmenten. Am Ende des Postabdomens befindet sich der oft als ein Segment mitgerechnete Giftstachel. Dieser ist jedoch wahrscheinlich nur als ein abgegliederter Anhang des letzten Segmentes zu deuten, welches, wie bei allen Arthropoden, durch die Lage des Afters gekennzeichnet ist.

Bei den Pedipalpen ist der Cephalothorax ungegliedert. Das Abdomen besteht aus 12 Segmenten.

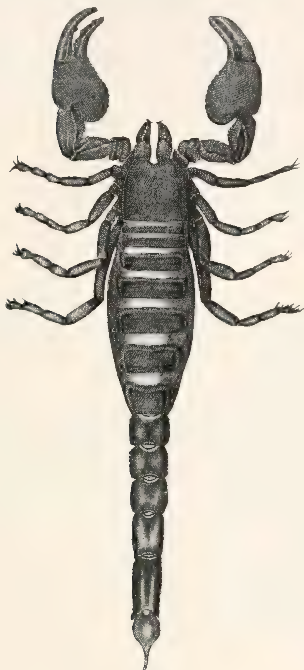


Fig. 2.

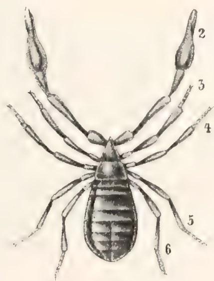


Fig. 3.

Fig. 2. **Scorpio africanus,** nach Cuvier, règne animal 1849.
Fig. 3. **Chelifer bravaisii.** *2—6* 2.—6. Extremitätenpaar. Nach Cuvier, règne animal 1849.

Bei Thelyphonus sind die 3 letzten Segmente sehr klein und eng und bilden eine Art Postabdomen, welches einen Afterfaden trägt.

Die zwei kleinen Gruppen der Tartariden und Mikrothelyphoniden scheinen, was die Gliederung ihres Körperstammes anbetrifft, eine vermittelnde Stellung einerseits zwischen den Solpugiden and Scorpioniden, und andererseits zwischen diesen und den Thelyphoniden einzunehmen. Bei den Mikrothelyphoniden (Koenenia, Fig. 4) sowohl als bei den Tartariden läßt der Cephalothorax dorsalwärts eine Dreiteilung erkennen. Der vorderste Abschnitt dieses 3-teiligen Cephalothorax ist der größte. Auf ihn entfallen 4 Gliedmaßenpaare. Das Abdomen besteht bei den Mikrothelyphoniden aus 11 Segmenten, wovon die 3 letzten viel schmäler und kleiner sind als die übrigen und eine Art Postabdomen darstellen, dessen letztes Segment

einen langen, dünnen, gegliederten Schwanzfaden trägt. Bei den Tartariden besteht das Abdomen aus 12 Segmenten, an welche sich ein kurzes und kleines, aus wenigen (4) Segmenten gebildetes Postabdomen anschließt, das mit einem verschieden gestalteten Schwanzanhang versehen ist. (Bei Schizomus ist der Schwanzanhang des Männchens 3-gliedrig und endigt mit einer herz- oder spatelförmigen Verbreiterung. Das Weibchen besitzt einen einfachen, griffelförmigen Schwanzfaden.) Die Gliederung des Cephalothorax ist vielleicht als

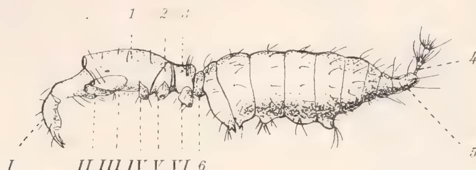


Fig. 4. **Koenenia mirabilis**, von der Seite. (Von Extremität *II—VI* ist nur je die Coxa, vom Flagellum sind nur die zwei proximalen Glieder gezeichnet.) *1, 2, 3* die drei Abschnitte des Cephalothorax, *4* Flagellum, *5* letztes (11.) Abdominalsegment, *6* erstes Abdominalsegment, *I—VI* Extremitäten. Nach HANSEN und SÖRENSEN 1898.

eine Neuerwerbung aufzufassen. Eine Aehnlichkeit mit den bei den Insekten bestehenden Verhältnissen kommt hier nicht in Frage, da die in Betracht kommenden Körperabschnitte (4 verschmolzene Cephalothorakalsegmente mit Cheliceren, Pedipalpen und den 2 vorderen Gangbeinpaaren, und 2 freie Thoraxsegmente mit je einem Beinpaar) nicht als „Kopf" und „Brust" gedeutet werden können.

Die Kopfbrust der in ihrem Habitus an die Scorpioniden erinnernden Chernetiden (Pseudoscorpioniden) ist ungegliedert oder dorsalwärts mit 2 Querfurchen. Das Abdomen besteht aus 11 oder 12 Segmenten. Praeabdomen und Postabdomen lassen sich nicht unterscheiden und es fehlt sowohl ein Giftstachel als ein Schwanz- oder Afterfaden.

Die Kopfbrust der Phalangiden ist ungegliedert. Das bald deutlich, bald undeutlich gegliederte Abdomen sitzt der Kopfbrust in ihrer ganzen Breite an. Keine Sonderung des Abdomens in Praeabdomen und Postabdomen. Kein Schwanzfaden.

Bei den Araneiden (den echten Spinnen) ist sowohl die Kopfbrust als der Hinterleib ungegliedert. Beide sind durch eine tiefe Einschnürung voneinander gesondert.

Bei den Acariden unterbleibt gewöhnlich sowohl die Gliederung als die Regionenbildung des Körperstammes. Mit Recht nimmt man an, daß bei ihnen der ungegliederte Körper aus der Verschmelzung einer ungegliederten Kopfbrust mit einem ungegliederten Abdomen hervorgegangen sei. Nur selten erscheint das gliedmaßenlose Abdomen von dem gliedmaßentragenden Cephalothorax deutlich abgegrenzt. Ein oft als „Kopf" abgesetzter, die Mundöffnung tragender vorderster Körperteil kann gewiß nicht als ursprünglicher, d. h. von den Vorfahren übernommener Leibesabschnitt gelten. Auch ist es sehr unsicher, ob eine hie und da am Abdomen zu erkennende Ringelung irgend etwas mit einer wahren Segmentation zu tun hat.

Der Körper der parasitischen Linguatuliden ist langgestreckt, wurmähnlich, geringelt. Doch hat die Ringelung nichts mit einer wahren Gliederung oder Segmentierung zu tun.

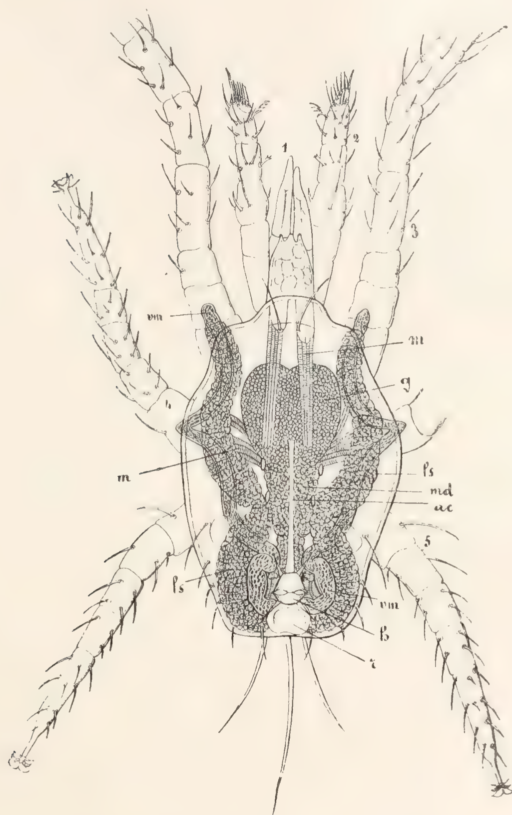


Fig. 5. **Larve von Gamasus fucorum.** *1—5* die 5 Extremitätenpaare der Larve (das 6. fehlt noch), *1* die Cheliceren = Mandibeln, *2* die Pedipalpen = Maxillen, *ac* Aorta cephalica, *g* Gehirn = oberes Schlundganglion, *h* Herz, *ls* Mitteldarmdivertikel (Leberschläuche), *m* Muskeln, *md* Mitteldarm, *r* Rectalblase, *vm* MALPIGHIsche Gefäße. Nach WINKLER 1888.

B. Die Extremitäten.

Die Arachnoiden sind typisch mit 6 Extremitätenpaaren ausgestattet, die ausschließlich der Kopfbrust angehören. Das Abdomen ist überall gliedmaßenlos.

Von den 6 Extremitätenpaaren wird das vorderste als Cheliceren (Oberkiefer, Kieferfühler, Klauenfühler), das zweite als Pedipalpen (Unterkiefer, Kiefertaster, Maxillen, Maxillarpalpen) bezeichnet. Die übrigen 4 Paare sind meist einander ähnlich gestaltet und dienen als Gangbeine zur Lokomotion.

Das erste Extremitätenpaar. Die Cheliceren liegen vor und über dem Munde. Sie sind entweder 3- oder 2-gliedrig und dienen zum Ergreifen, oft auch zum Töten der Beute. Das Endglied ist klauenförmig. Die Cheliceren werden als Scherenkiefer bezeichnet, wenn die Endklaue wie am Scherenfuß des Flußkrebses gegen einen Fortsatz des vorhergehenden Gliedes bewegt werden kann; sie werden als Klauenkiefer bezeichnet, wenn die Endklauen einfach gegen das vorhergehende Glied eingeschlagen werden, wie dies bei den Raubfüßen der Stomatopoden der Fall ist.

Das zweite Extremitätenpaar, die Pedipalpen oder Maxillen, liegen zu beiden Seiten des Mundes und fungieren überall als Mundgliedmaßen, indem sie fast überall an ihrer Basis mit Kauladen ausgestattet sind. Die sonst frei gegeneinander beweglichen Kauladen sind bei den Pedipalpen (Thelyphoniden), Cyphophthalmiden und Acarinen median verwachsen, und zwar in Anpassung an die Nahrungsaufnahme durch Saugen. (Auch bei Cryptostemma sind die Basalteile der Kiefertaster verschmolzen.) Gegenüber der Kaulade wird der übrige Teil der zweiten Extremität als Palpus oder Taster bezeichnet. Der mehrgliedrige (ursprünglich 6-gliedrige) Palpus dient wohl überall als Tastorgan, kann aber daneben noch sehr verschiedene Funktionen übernehmen und dementsprechend verschiedenartig umgestaltet sein. Bei den Scorpioniden, Chernetiden und bei manchen Milben endigt er scherenförmig (Scherentaster) und fungiert als Greiforgan. Bei den Pedipalpen endigt er als Klauentaster mit einer einschlagbaren Klaue. Die Taster der Phalangiden und vieler Acarinen tragen eine Endkralle. Bei den männlichen Araneiden ist das Endglied des Tasters zu einem Begattungsorgan umgewandelt. Die Taster der Solpugiden dienen, wie die hinter ihnen folgenden vier Extremitätenpaare zur Lokomotion und sind diesen letzteren sehr ähnlich gestaltet. Das gleiche gilt für Koenenia (Mikrothelyphoniden), wo das den folgenden gleich gestaltete Extremitätenpaar sogar der Kauladen entbehrt. Es scheint hier vorwiegend im Dienste der Tastfunktion zu stehen.

Das dritte Extremitätenpaar liegt hinter dem Munde, ist bei den meisten Arachnoiden den drei folgenden Beinpaaren ähnlich oder gleich und dient wie diese zur Lokomotion. Bei Scorpioniden und Phalangiden ist das Basalglied mit einer Kaulade ausgestattet. Die Endglieder sind bei Cryptostemma (Ricinulei) im männlichen Geschlecht zu einem Kopulationsapparat umgestaltet. Das dritte Extremitätenpaar ist bei den Pedipalpen abweichend gestaltet, lang und dünn, mit langem, geißelförmigem, geringeltem Endglied. Es dient hier wohl vorwiegend oder ausschließlich zum Tasten.

Die Extremitäten des vierten, fünften und sechsten Paares sind im allgemeinen gleichartig gestaltete, sechsgliedrige Lokomotionsorgane. Bei den Scorpioniden trägt auch das 4. (beim Embryo ebenso das 5. und 6.) Extremitätenpaar eine Kaulade.

Bei den Linguatuliden, die als durch Parasitismus degenerierte Arachnoidea betrachtet werden, sind die Gliedmaßen der

Zahl und Form nach reduziert. Man findet nur 2 Paar Klammerhaken in der Nähe des Mundes. Für eine Vergleichung dieser Klammerhaken mit bestimmten Beinpaaren typischer Arachnoidea fehlen jedoch sichere Anhaltspunkte.

Die Homologien der Gliedmaßen der Arachnoiden mit denjenigen anderer Arthropoden sind schwer festzustellen. Zum Verständnis dieses interessanten morphologischen Problems ist die Kenntnis des Aufbaus des Nervensystems bei den einzelnen Abteilungen der Arthropoden von besonderer Bedeutung. Denn wenn die äußerlich zutage tretende Gliederung der mit Gliedmaßen ausgestatteten Körperabschnitte in gewissen Fällen im Verdacht stehen kann, eine sekundär erworbene zu sein (wie z. B. die auffallend an die Verhältnisse bei den Insekten erinnernde Körpergliederung der Solifugen), so darf doch angenommen werden, daß das Studium der Innervation — bei gleichzeitiger Berücksichtigung der Tatsachen der ontogenetischen Entwickelung — geeignet ist, die ursprüngliche Gliederung der fraglichen Körperabschnitte aufzudecken.

Als Resultat der morphologischen Untersuchung der einzelnen Gehirnabschnitte bei den verschiedenen Abteilungen der Arthropoden wurden folgende Verhältnisse festgestellt.

Der über dem Schlund gelegene Teil des Nervensystems, das Oberschlundganglion oder Gehirn, läßt bei Myriapoden und Insekten — wie auch bei den Crustaceen — 3 Abschnitte unterscheiden, die ebensovielen ursprünglichen Ganglienpaaren entsprechen und in der Reihenfolge von vorn nach hinten als Proto-, Deutero- und Tritocerebrum bezeichnet werden. Vom Protocerebrum gehen die Augennerven ab. Im Deuterocerebrum entspringen die Nerven der Antennen bei Myriapoden und Insekten, diejenigen der Antennulae (vordere Antennen) bei Crustaceen. Das Tritocerebrum gibt dem Oberlippennerv und den Visceralnerven den Ursprung (bei den Crustaceen außerdem in seinem vorderen Abschnitt den Nerven der hinteren Antennen). Die beiden Hälften des Tritocerebrum sind durch eine unter dem Schlund verlaufende (postösophageale) Schlundkommissur verbunden. Bei gewissen Myriapoden jedoch (Chilopoda, exklusive Scutigera) nimmt diese Tritocerebralkommissur eine präorale Lage ein und schließt sich dem Gehirn an.

Am Gehirn der Arachnoidea sind nur 2 Abschnitte zu unterscheiden, von welchen der erste die Augennerven abgibt und dem Protocerebrum der übrigen Arthropoden entspricht. Aus dem 2. auch als Rostromandibularganglion bezeichneten Gehirnabschnitt entspringen außer einem Paar Visceralnerven diejenigen des Rostrum und der Cheliceren. Wahrscheinlich besteht dieses Rostromandibularganglion aus ursprünglich 2 Ganglienpaaren. Embryologische Untersuchungen haben gezeigt, daß die Cheliceren und deren Ganglien ursprünglich dem 1. postoralen Segmente angehören und erst sekundär während des Verlaufes der Entwickelung nach vorn verlagert werden und dem Gehirn sich anschließen. Auch finden sich auf gewissen Entwickelungsstadien zwischen den optischen Ganglien und denjenigen der Cheliceren ein Paar kleiner Anschwellungen, die den Rostralganglien entsprechen. Das vordere dieser zwei das Rostromandibularganglion der Arachnoidea zusammensetzenden Ganglienpaare entspricht wahrscheinlich dem Tritocerebrum der Insekten, Myriapoden und Crustaceen. (Von demselben gehen hier wie dort die Visceralnerven und der Rostralnerv ab.) Das hintere Ganglienpaar jedoch, dem die Chelicerennerven entspringen, hat im „Gehirn“ der In-

sekten, Crustaceen und Myriapoden kein Homologon, sondern entspricht vielmehr dem die Mandibeln innervierenden ersten Ganglienpaar des Bauchmarks dieser Arthropoden. Nach dieser, auf die ausgedehnten Untersuchungen von Saint-Remy (1887) sich stützenden Auffassung würden also die Cheliceren der Arachnoiden den Mandibeln der Crustaceen, Myriapoden und Insekten entsprechen.

Demgegenüber betrachtet Viallanes (1890) das Rostromandibularganglion als Homologon des Deuterocerebrum und somit die Cheliceren der Arachnoidea als den Antennen der Myriapoden und Insekten und den Antennulae der Crustaceen entsprechend. Maßgebend für diese Auffassung ist besonders der Umstand, daß die Kommissur, welche bei den Arachnoidea die Chelicerenganglien verbindet, über dem Schlund verläuft, während die Mandibelganglien der Antennaten durch eine postösophageale Kommissur verbunden sind, so daß also diese beiden Gehirnabschnitte einander nicht entsprechen könnten. Dagegen kann zweierlei geltend gemacht werden: 1) finden sich unter den Myriapoden sowohl Formen mit postoraler als auch solche mit präoraler Lage der Tritocerebralkommissur, und 2) ist durch die Entwickelungsgeschichte erwiesen, daß beim Skorpion (Brauer 1895) die Kommissur, welche die ursprünglich postoralen Chelicerenganglien verbindet, nicht zugleich mit den Kommissuren der übrigen Bauchmarksganglien sich anlegt, sondern erst nach erfolgter Verschiebung der Chelicerenganglien vor den Mund. Ihre präorale Lage ist daher ohne weiteres verständlich. Wir schließen uns vorerst der Auffassung von Saint-Remy an und betrachten die Cheliceren der Arachnoiden als die Homologa der Mandibeln der Crustaceen, Myriapoden und Insekten. (Wie die Homologien im einzelnen sich verhalten, ist nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungsresultaten wohl nicht mit völliger Sicherheit zu entscheiden. Leicht könnten weitere bekannt werdende ontogenetische Tatsachen wie auch die Ergebnisse fortgesetzten Studiums der feineren Struktur des Nervensystems wichtige Aufschlüsse bringen und Modifikationen dieser Anschauung verlangen.)

Nach neueren Untersuchungen über das Nervensystem des Scorpions (Police 1905) soll sowohl für das Rostrum als für die Cheliceren noch beim Erwachsenen je ein Paar nervöser Centren im Gehirn nachweisbar sein. Die Rostralganglien sind durch eine präösophageale, diejenigen der Cheliceren dagegen durch eine unter dem Schlund verlaufende Querkommissur miteinander verbunden. Die der ontogenetischen Anlage nach noch deutlich als postösophageale Bildungen sich erweisenden Chelicerenganglien würden also diesen Charakter auch noch beim Erwachsenen dokumentieren (Besitz einer postösophageal verlaufenden Kommissur).

Die Tatsache, daß die Chelicerenganglien der Arachnoiden ursprünglich postoral gelegen sind und erst sekundär in der Ontogenese mit dem Gehirn verschmelzen, erinnert an Vorgänge, wie sie ganz ähnlich bei der Entwickelung der hinteren Antennen der Krebse zu beobachten sind. Von manchen Forschern sind daher die Cheliceren der Arachnoiden mit den hinteren Antennen der Crustaceen verglichen worden. Doch ist unterdessen auch für die den Antennulae (vordere Antennen) der Krebse entsprechenden Antennen der Myriapoden und Insekten eine ursprünglich postorale Lage nachgewiesen worden (wahrscheinlich gilt dasselbe auch für die Antennulae), so daß diesem Umstand wohl keine ausschlaggebende Bedeutung beigemessen werden kann. Es scheint vielmehr,

daß ganz allgemein bei den Arthropoden sämtliche Ganglien der Kopfgliedmaßen den Ganglien des Bauchmarkes homonom sind und Homologa von Bauchmarksganglien der Anneliden darstellen.

Ob den Antennen entsprechende Gliedmaßen den Arachnoiden völlig fehlen, ist nicht sicher festgestellt. Ein während der Embryonalentwickelung vorübergehend auftretendes, vor den Cheliceren gelegenes, rudimentäres Extremitätenpaar soll bei verschiedenen Formen vorkommen. Mit Sicherheit nachgewiesen ist jedoch das Auftreten eines selbständigen prächeliceren Cölomabschnittes. Diese Gliederung des Mesoderms kann als ein Hinweis gelten auf ein den Vorfahren zukommendes, vor den Cheliceren gelegenes, weiteres Kopfsegment.

Große Uebereinstimmung zeigen die Extremitäten der Arachnoiden — besonders diejenigen des Skorpions — sowohl der Zahl als der Gliederung und speziellen Ausbildung nach mit denjenigen der Merostomata (Limulus), die von vielen Forschern als die direkten Vorfahren der Arachnoiden betrachtet und mit denselben zur Gruppe der „Chelicerata" vereinigt werden. Auf diese Frage nach der Verwandtschaft zwischen Arachnoiden einerseits, Xiphosuren und Gigantostraken andererseits, soll nach Betrachtung der verschiedenen Organsysteme noch weiter eingegangen werden.

Rudimente von Abdominalgliedmaßen bei Arachnoiden.

1. Bei verschiedenen Arachnoiden treten während der Embryonalentwickelung vorübergehend Rudimente von Abdominalgliedmaßen auf, und zwar 7 Paar an den vorderen 7 Abdominalsegmenten bei den Scorpioniden (Fig. 46), 4 Paare bei Chernetiden, 4—6 Paare bei Araneiden (Fig. 47 u. 48) und 9 Paare bei den Solifugen (Galeodes). Von den 6 Paar Abdominalgliedmaßen der Spinnen sind diejenigen des 1. und 6. Abdominalsegmentes schwächer ausgebildet als die übrigen. Dasjenige des 6. Segmentes tritt außerdem erst auf, nachdem die am 1. Segment sich findenden rudimentären Gliedmaßen schon wieder verschwunden sind. Wahrscheinlich werden sich solche Rudimente von Abdominalgliedmaßen auch bei den übrigen, auf ihre Entwickelung nicht näher untersuchten Arachnoiden während der embryonalen Entwickelungsperiode beobachten lassen. (Bei Thelyphonus sollen Abdominalgliedmaßen fehlen. (Schimkewitsch 1903.)

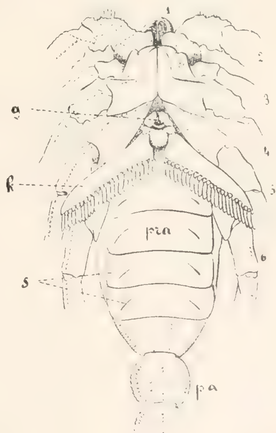


Fig. 6. **Buthus occitanus** (Règne animal), von der Bauchseite. Gliedmaßen (*1—6*) nicht ausgezeichnet. *1* Cheliceren, *2* Pedipalpen (Kiefertaster, Scherentaster), *g* Geschlechtsöffnung, *k* Kämme, *pa* Postabdomen (erste Segmente desselben), *pra* Praeabdomen, *s* Stigmen. Nach Cuvier.

2. Die Scorpioniden besitzen im erwachsenen Zustande jederseits an der Bauchseite des ursprünglich 3. Abdominalsegmentes (infolge früh eintretender Reduktion des 1. Abdominalsegmentes scheinbar dem 2. Segmente angehörend) ein kammförmiges Organ (Fig. 6). Die

beiden „Kämme“ gehen aus den embryonalen Anlagen der Gliedmaßen des 3. Abdominalsegmentes hervor. Ihre Funktion ist noch nicht ganz sicher erkannt. Es wird vermutet, daß sie bei der Begattung als Erregungsorgane eine Rolle spielen. In neuerer Zeit sind an denselben Sinnesorgane nachgewiesen worden.

3. Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, daß die Spinnwarzen der Araneiden, die, 4, 6 oder 8 der Zahl nach, am Hinterleibsende sich erheben, rudimentäre Abdominalgliedmaßen darstellen. Dafür spricht a) der Umstand, daß sie meistens gegliedert sind, b) der Umstand, daß sie sich aus embryonalen Anlagen von Abdominalgliedmaßen entwickeln, c) der Umstand, daß sie eben Spinnwarzen sind, d. h. daß an ihnen die Spinndrüsen ausmünden. — Man vergleiche die Abschnitte über die Coxal- und Spinndrüsen der Protracheaten und Antennaten und erinnere sich besonders der Schleimpapillen von Peripatus und der Spinngriffel von Scolopendrella. (Durch ontogenetische Untersuchungen ist für verschiedene Araneidenarten festgestellt, daß die sogenannten „vorderen“ und „hinteren“ Spinnwarzen den Gliedmaßen des 4. und 5. Abdominalsegmentes entsprechen, das „mittlere“ Spinnwarzenpaar dagegen sekundär durch Abschnürung aus dem hinteren Paar entsteht. Bei Agelena labyrinthica tritt am hinteren Spinnwarzenpaar in späteren Stadien jederseits eine Furche auf, die zur Abschnürung der vorderen Innenecke des betreffenden Anhangs und dadurch zur Ausbildung eines mittleren Paares führt.)

Das Vorkommen rudimentärer Abdominalgliedmaßen bei Arachnoiden beweist, daß die Vorfahren dieser Tiere Extremitäten am Abdomen (wenigstens an 9 Segmenten) besessen haben.

II. Integument.

Das Körperepithel, die Epidermis (weniger zutreffend auch „Hypodermis“ genannt) sondert wie bei allen Arthropoden eine chitinige Cuticula ab, die den Körper samt seinen Anhängen überzieht und neben der Funktion als schützende Hülle das Skelett (Exoskelett) darstellt, an dessen Innenseite die Muskulatur ihre Ansatzpunkte findet. Der Muskelansatz wird in vielen Fällen durch nach innen vorspringende Integumentduplikaturen, sogenannte „Sehnen“ vermittelt. Diese ektodermalen, ursprünglich hohlen Fortsätze des Chitinskelettes ins Innere des Körpers werden als Apodeme, Entapophysen, Entosklerite bezeichnet.

Zwischen Entapophyse und Muskel kann noch eine weitere Sehne (Entochondrit, „intermuskuläre“ Sehne) eingeschaltet sein. Die Entochondrite sind jedoch mesodermalen Ursprungs. (Sie entstehen durch Verschmelzung und Modifikation von Muskelzellen an Stellen, da die Enden zweier Muskelbündel miteinander und mit der Epidermis in Berührung kommen.) Ebenfalls mesodermaler Natur ist das unterhalb der cephalothoracalen Ganglienmasse sich findende sogenannte Entosternum (Entosternit), eine sehnige Platte, deren Fortsätze oder Apophysen wiederum den Muskeln feste Anheftungspunkte gewähren. [Das Entosternum tritt während der Entwickelung (Thelyphonus) in Form einer Anhäufung mesodermaler Zellen auf, die durch Einwachsen des parietalen Blattes jederseits, zwischen der cephalothoracalen Ganglienmasse und der Coxaldrüsenanlage hindurch, gegen die Mediane, zustande

kommt und von den herantretenden Muskelelementen anfangs nicht zu unterscheiden ist.]

Auch bei den Arachnoidea ist die Chitinhülle an den verschiedenen Körperstellen ein und desselben Tieres sowie in den verschiedenen Abteilungen der ganzen Gruppe mit Bezug auf Dicke, Festigkeit, Struktur der einzelnen zu unterscheidenden Schichten usw. von sehr wechselnder Beschaffenheit. Das Exoskelett ist, besonders an Stellen dicken Chitins, von zahlreichen senkrechten Porenkanälen durchsetzt.

Bei den Pedipalpen ist die Oeffnung dieser Hautporen bis auf einen schmalen Spalt durch eine feine Membran verschlossen. In die Porenkanäle ragen Fortsätze von Epidermiszellen. Bei gewissen Milben (Ixodes) zeigen die Porenkanäle dichotomische Gabelung und unter der Oberfläche Auflösung in ein Bündel feiner Zweige. Die Kanäle enthalten bei gewissen Formen plasmatische Fibrillen, bei anderen sollen sie mit Luft gefüllt sein.

III. Auf der äußeren Haut ausmündende Drüsen.

Man kennt bei den Arachnoiden sehr viele Arten von Drüsen, welche an der äußeren Haut ausmünden. Manche von ihnen sind noch ungenügend bekannt, besonders was die Beschaffenheit und physiologische Bedeutung ihres Sekretes anbetrifft. Wir wollen die verschiedenen Drüsenarten in zwei Hauptgruppen einteilen: 1) in solche, die an Gliedmaßen ausmünden, und 2) in solche, deren Ausführungsgänge keine Beziehungen zu Gliedmaßen erkennen lassen.

1. An Gliedmaßen ausmündende Drüsen. Zu diesen rechnen wir in erster Linie die Spinndrüsen der Araneiden (Fig. 7), da die 2 oder 3 (selten 4) Paar Spinnwarzen, an denen sie ausmünden, sehr wahrscheinlich rudimentäre Abdominalgliedmaßen sind. Es finden sich jederseits mehrere, verschiedenartig gebaute Spinndrüsen, deren an der Luft erhärtendes Sekret zur Herstellung der verschiedenen Spinngewebe dient. Die speziell zur Herstellung der Eikokons dienenden „Glandulae tubuliformes“ können beim Männchen fehlen. Unmittelbar vor dem vorderen Spinnwarzenpaar findet sich bei einigen Araneiden ein paariges Drüsenfeld, das sogenannte Cribellum, auf welchem außerordentlich zahlreiche Spinndrüsen durch feine Poren ausmünden. Vielleicht stellt auch das Cribellum den letzten Rest eines abdominalen Gliedmaßenpaares dar. Dafür spricht die paarige Natur der in dem gemeinsamen Chitinrahmen des Cribellum sich findenden Spinnplatten bei gewissen Spinnen (Filistata u. a. Dipneumones).

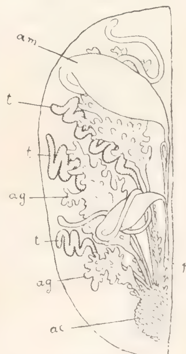


Fig. 7.

Fig. 7. Linke Hälfte des Abdomens von **Epeira diadema** ♀ mit den 5 Arten **Spinndrüsen** in situ. *ac* Glandulae aciniformes (ca. 200), *ag* Glandulae aggregatae (3), *am* Glandulae ampullaceae (2), *p* Glandulae piriformes (ca. 100), *t* Glandulae tubuliformes (3). Nach APSTEIN 1889 aus FREDERICQ 1910.

Bei den Tetrapneumones sind in zahlreichen Fällen nur 2 Paar Spinnwarzen vorhanden (ein Cribellum kommt hier nicht vor), und es fragt sich, welchen von den 3 für die Dipneumones charakteristischen Paaren dieselben entsprechen. Wie schon erwähnt (siehe S. 282 „Abdominalextremitäten“) gehören die letzteren 2 Abdominalsegmenten an, die vorderen dem 4., die mittleren und hinteren dem 5. Abdominalsegment. Bei *Evagrus* (Aviculariidae) erscheinen auf embryologischen Stadien 3 Paar Spinnwarzen, von denen das kleine vordere Paar dem 4., die beiden darauffolgenden großen Paare beide dem 5. Abdominalsegment angehören. Diese 2 Paare des 5. Segmentes werden zu den definitiven Spinnwarzen der betreffenden Form, während diejenigen des 4. Segmentes im Verlaufe der Entwickelung wieder verschwinden. Die 2 Spinnwarzenpaare der Tetrapneumones müssen also dem mittleren und hinteren Paar der Dipneumones verglichen werden.

Die Liphistiidae (Tetrapn.) besitzen 4 Paar Spinnwarzen. Es ist zu vermuten, daß diese ebenfalls dem 4. und 5. Abdominalsegment ihre Entstehung verdanken, wobei die 2 seitlichen Paare (vorderes und hinteres) dem vorderen und hinteren Paare der Dipneumones entsprechen würden, die 2 mittleren dagegen dem mittleren Paare und dem Cribellum dieser Formen. Die Entwickelungsgeschichte derselben ist unbekannt. Von manchen Forschern wird der Besitz von ursprünglich 4 Spinnwarzenpaaren angenommen, die 4 Extremitätenpaaren entsprechen sollen. Die bis jetzt zutage geförderten vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Befunde lassen jedoch eher darauf schließen, daß nur 2 Gliedmaßenpaare an der Bildung der Spinnwarzen beteiligt sind. Wie schon erwähnt, verdankt das mittlere Spinnwarzenpaar der dipneumonen Spinnen seine Entstehung einem sekundären Abschnürungsprozeß von dem am 5. embryonalen Abdominalsegment gelegenen hinteren Paar. Ganz entsprechend entsteht ontogenetisch zwischen den Spinnwarzen des 4. Segmentes das in gewissen Fällen noch paarig erscheinende Cribellum.

Bei gewissen Familien findet sich an Stelle des Cribellum ein kleiner, der Spinndrüsen entbehrender Höcker, der sogenannte Colulus. Er wird als rudimentäres Cribellum aufgefaßt.

Die Spinndrüsen der Araneiden sind wohl mit Recht zu der Kategorie jener verschiedenartig entwickelten Hautdrüsen gerechnet worden, welche (Coxaldrüsen der Tracheaten, Spinndrüsen, ausstülpbare Bläschen) in letzter Linie auf die segmentalen Borstendrüsen der Annelidenparapodien zurückgeführt werden müssen.

Drüsen, welche an den 4 Paaren von Gangbeinen (entweder an einem oder an mehreren) der Arachnoidea ausmünden, sind vielfach beobachtet worden. Eine große Drüse findet sich jederseits im Cephalothorax der Scorpioniden. Sie mündet, wenigstens beim Embryo und bei jungen Tieren, am Hüftglied des 3. Gangbeinpaares. Am 1. und 2. Beinpaar finden sich, an der Stelle, wo am ersten die Mündung liegt, Ausbuchtungen, so daß der Gedanke naheliegt, daß an diesen Beinpaaren einst ebenfalls Drüsenmündungen vorhanden gewesen sind. Diese Vermutung wird bestätigt durch den Verlauf der Embryonalentwickelung. Während derselben treten in sämtlichen 4 Gangbeinsegmenten Anlagen solcher „Coxaldrüsen“ auf, die aber mit Ausnahme derjenigen des 3. früh wieder rückgebildet werden. Bei erwachsenen Tieren gelingt der Nachweis der äußeren Mündungen der Coxaldrüsen gewöhnlich nicht.

Aehnliche Drüsen mit ebenfalls an den Hüften des 3. Beinpaares liegenden Mündungen besitzen auch die Araneiden, und zwar sowohl

die Tetrapneumonen als gewisse Dipneumonen. Auch hier ist der Nachweis der äußeren Oeffnung beim erwachsenen Tiere oft schwer, und auch hier können sich an anderen als dem 3. Beinpaare Spalten vorfinden, welche mit der Drüsenöffnung des 3. Beinpaares der Lage nach übereinstimmen. Bei den meisten dipneumonen Araneinen befinden sich die Mündungen an den Hüften des 1. Beinpaares, die Gattung Dysdera jedoch weist außer diesen noch solche am 3. Beinpaare auf.

Die Tatsache, daß die Coxaldrüsen der Scorpioniden und vieler Araneiden in Lage, Bau und Ausmündungsweise (am 3. Gangfußpaar, d. h. am 5. Extremitätenpaar) mit den Coxaldrüsen der Xiphosuren eine unverkennbare Aehnlichkeit haben, wird als weiteres Argument für die Verwandtschaft der Arachnoiden und Xiphosuren verwertet[1]).

Auch bei den übrigen Arachnoidenordnungen kommen Coxaldrüsen vor. Dieselben gehören bei den Phalangiden, Pedipalpen und Mikrothelyphoniden (Palpigradi) dem 1. Beinpaare an und münden an dessen Coxa nach außen. Die äußere Mündung ist hier auch beim erwachsenen Tiere deutlich wahrnehmbar. Bei der Pedipalpengattung Admetus wurde in gewissen Entwickelungsstadien ein rudimentäres Drüsenpaar am darauffolgenden 2. Beinpaar (4. Extremität) beobachtet. Auch die Coxaldrüsen der Solifugen sollen am 1. Beinpaar ausmünden. Unter den Pseudoscorpioniden wurde bei Chelifer eine Coxaldrüse beobachtet, ihre Mündung soll dem 4. Beinpaar (also dem 6. Extremitätenpaar) angehören. Es fehlt auch nicht an Angaben über das Vorkommen von Coxaldrüsen bei Acariden. Bei Hydrachniden und Oribatiden münden dieselben an den Hüften des 2., bei Ornithodorus unter den Zecken und bei den Parasitiden (= Gamasiden) zwischen den Hüften des 1. und 2. Beinpaares. An den übrigen Beinpaaren der Gamasiden kommen sogenannte „einfache Cruraldrüsen" vor, die sich nach Bau und Entstehung von den Coxaldrüsen unterscheiden. Ob gewisse stigmenartige Poren in der Nähe der Basis des 1. Beinpaares bei Halacariden zu Coxaldrüsen gehören, bleibt noch zu ermitteln. Fraglich ist auch die Bedeutung der bei Trombidium am Endglied eines jeden Beines mündenden, in diesem selbst liegenden Drüse. Bei gewissen Pedipalpen und bei Koenenia kommen an einer Reihe von Abdominalsegmenten ausstülpbare Säckchen vor. Koenenia besitzt 3 Paar (Segment 4—6), Tarantula 1 Paar (am 3. Abdominalsegment). Diese „Ventralsäckchen" sind mit Coxaldrüsen verglichen worden.

Die Coxaldrüsen der Arachnoidea zeigen meist beim erwachsenen Tiere einen gewissen Grad von Rückbildung, indem die äußere Oeffnung verschwindet. Doch sind Fälle bekannt, in denen diese Oeffnung erhalten bleibt und die Coxaldrüsen auch postembryonal noch funktionieren, und zwar als Exkretionsorgane, so bei Pedipalpen, Mikrothelyphoniden und Phalangiden. Unter den Hydrachniden sind bei gewissen Gattungen (Limnochares) diese Organe noch beim erwachsenen Tiere tätig, während sie bei anderen nur bei der Nymphe funktionieren (Eulais).

---

1) Die Bedeutung dieser Aehnlichkeit wird jedoch wesentlich eingeschränkt durch die Tatsache, daß auch bei den tracheaten Arthropoden modifizierte Cölomodukte — und etwas anderes sind die „Coxaldrüsen" der Arachnoiden nicht — durchaus nicht fehlen, während umgekehrt den „Coxaldrüsen" der Tracheaten (= Hautdrüsen) homologe Drüsenbildungen auch den Arachnoiden zukommen. Die topographische Uebereinstimmung, wie sie in der in erster Linie auf die Lage der äußeren Oeffnung bezugnehmenden, gleichlautenden Bezeichnung zum Ausdruck kommt, kann natürlich über den morphologischen Wert der betreffenden Bildungen zunächst nichts aussagen.

Als definitives Exkretionsorgan treten bei den meisten Arachnoidea die sogenannten Malpighischen Gefäße auf. Diese fehlen bei Phalangiden und ebenso bei Koenenia. Das persistierende Funktionieren der Coxaldrüsen bei diesen Formen darf wohl in Zusammenhang gebracht werden mit dem Fehlen der typischen Exkretionsorgane, der Malpighischen Gefäße.

Auch geht man wohl nicht fehl mit der Annahme, daß es sich bei den Coxaldrüsen der Arachnoidea um ursprünglich segmental angeordnete Organe handelt. Dafür spricht sowohl das vergleichend-anatomische als auch das ontogenetische Verhalten derselben: Coxaldrüsen können an jedem der 4 Beinpaare vorkommen. Sie finden sich vorwiegend allerdings am 1. (dipneumone Araneiden, Pedipalpen, Palpigradi, Phalangiden, Solifugen) oder 3. Beinpaar (Scorpioniden, tetrapneumone Araneiden), aber auch am 2. (Hydrachniden) und 4. Beinpaar (Pseudoscorpioniden) sind Coxaldrüsen beobachtet worden. Dysdera besitzt Coxaldrüsen am 1. und 3. Beinpaar, beim Skorpion finden sich Rudimente von solchen an mehreren Beinpaaren. Auch zeigten die entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen das vorübergehende Auftreten dieser Drüsen an mehreren (beim Skorpion an allen) Segmenten. [Bezüglich der Coxaldrüsen von Chelifer erscheint nach neueren Untersuchungen (With 1906) allerdings der Verdacht gerechtfertigt, daß dieselben Bildungen rein ektodermaler Natur darstellen und denjenigen der Scorpioniden und Araneiden nicht gleichgesetzt werden dürfen. Beim Erwachsenen handelt es sich um chitinisierte, ins Innere vorragende Säcke unbekannter Funktion. Dieselben kommen nur einer beschränkten Anzahl von Species und hier ausschließlich dem Männchen zu. Ueber die ontogenetische Entwickelung dieser „Coxaldrüsen" ist nichts bekannt.]

Bau der Coxaldrüsen. Soweit genauere Untersuchungen vorliegen (Scorpioniden, Phalangiden, Acarinen, Pedipalpen), lassen sich schematisch stets folgende Abschnitte unterscheiden: Ein proximal gelegenes drüsiges Endsäckchen, das sich fortsetzt in einen mehr oder weniger gewundenen Kanal („Schleifenkanal"), der mittels eines feinen Ausführungsganges durch einen an der Hüfte gelegenen Exkretionsporus nach außen mündet. Bei den Phalangiden ist zwischen Schleifenkanal und äußerer Mündung eine taschenförmig nach hinten gerichtete, geräumige Sammelblase eingeschaltet (Fig. 8). Bei Holothyrus (Milbe) (Fig. 9) vereinigt sich mit dem vom Endsäckchen abgehenden, gewundenen Hauptast ein kürzerer Nebenast zum gemeinsamen Ausführungsgang. Für das Endsäckchen sowohl als für den Schleifenkanal ist festgestellt, daß dieselben einer Ausstülpung der Cölomsackwandung ihre Entstehung verdanken, also mesodermalen Ursprungs sind. Eine Uebereinstimmung mit den Nierenorganen der Protracheaten ist nicht zu verkennen. Aus den bezüglich des Aufbaues und der Herkunft der Coxaldrüsen ermittelten Tatsachen geht hervor, daß mit diesem Namen im Reiche der Arthropoden unabhängig voneinander und ohne Rücksicht auf die morphologische Bedeutung zwei völlig verschiedene Bildungen mit demselben Namen belegt worden sind. Die aus Ektodermeinstülpungen sich bildenden Coxaldrüsen der Protracheaten und Myriapoden haben mit den „Coxaldrüsen" der Arachnoiden morphologisch nichts gemein. Sie sind höchstwahrscheinlich auf die segmental angeordneten Hautdrüsen, die Borstendrüsen der Anneliden zurückzuführen. Diesen Hautdrüsen gleichwertige Bildungen sind bei den Arachnoiden außer den Spinndrüsen vielleicht die ausstülpbaren „Ventralsäckchen" gewisser Pedipalpen und von Koe-

nenia, sowie die als einfache Hauteinstülpungen nachgewiesenen „Cruraldrüsen“ an den hinteren Beinpaaren der Parasitiden (= Gamasiden). Was dagegen die Coxaldrüsen der Arachnoiden anbetrifft, so müssen dieselben — gleichwie die Segmentalorgane (Nieren) der Protracheaten, die Speicheldrüsen und Gonodukte der Protracheaten, Myriapoden und Insekten, die Antennen- und Maxillenniere der Crustaceen, die Coxaldrüsen der Merostomata — als modifizierte Cölomodukte anneliden-artiger Vorfahren betrachtet werden.

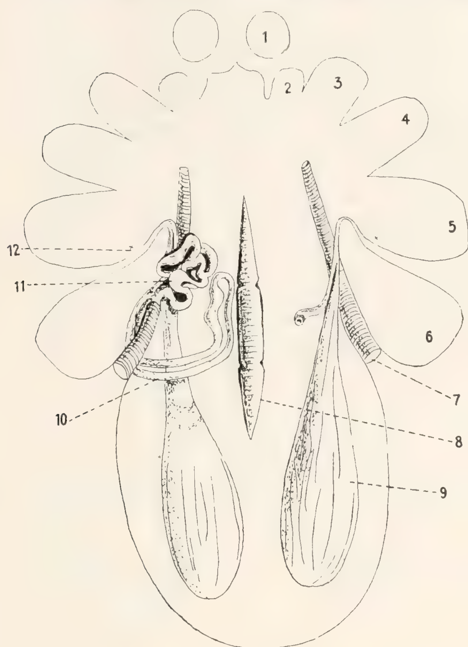


Fig. 8.

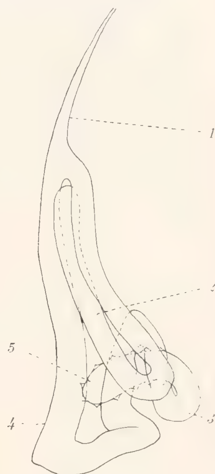


Fig. 9.

Fig. 8. **Coxaldrüsen eines Phalangiden** (Gagrella variegata Dol. ♂). Rechts nur die Sammelblase und der Endabschnitt des Schleifenkanals abgebildet. *1—6* Gliedmaßen (Coxalglieder derselben), *7* Stigma und Haupttracheenstamm, *8* Herz, *9* Sammelblase, *10* und *11* große Schlinge und verknäuelter Teil des Schleifenkanals, *12* Mündung der Drüse. Nach Loman 1887.

Fig. 9. Schema der **Coxaldrüsen von Holothyrus** (Milbe). *1* Ausführungsgang, *2* Nebenast, *3* und *4* Hauptast, *5* Endsäckchen. Nach Thon 1905.

Drüsen der Pedipalpen (des 2. Extremitätenpaares) sind bei verschiedenen Arachnoiden (Atypus und andere Araneiden, Solpugiden, Scorpioniden, Phalangiden, Tetranychus unter den Acariden) beobachtet worden. Sie werden ziemlich willkürlich teilweise als Speicheldrüsen, teilweise als Spinndrüsen (Tetranychus) gedeutet. Die häufig als Giftdrüsen bezeichneten ausstülpbaren Bläschen an den Pedipalpen der Solifugen sind wahrscheinlich als Haft- und Fangapparate aufzufassen. Dagegen wurden Poren an den Cheliceren von Galeodes als Austrittsstellen eines Giftstoffes betrachtet. Eigentliche Giftdrüsen konnten jedoch nicht nachgewiesen werden.

Drüsen, die an den Cheliceren münden, finden sich ebenfalls ziemlich verbreitet. Am bekanntesten und am besten untersucht sind die Giftdrüsen der Araneiden, die meist im Cephalothorax liegen, oft aber zum Teil in die Cheliceren hineinragen und immer an der Endklaue der Cheliceren nach außen münden. Auch bei Gamasiden finden sich Drüsen an der Basis der Cheliceren. Ebenso scheinen die Gespinste, welche die Pseudoscorpioniden anfertigen, von im Cephalothorax liegenden Drüsen erzeugt zu werden, deren Ausführungsgänge in die Cheliceren eindringen und am Endglied derselben ausmünden. Es wurden zwar immer wieder von einzelnen Beobachtern die Spinndrüsen und ihre Oeffnungen als an der Bauchseite des 1. Abdominalsegmentes befindlich angegeben, doch scheint dieser Angabe eine Verwechslung mit den accessorischen Geschlechtsdrüsen des Männchens zugrunde zu liegen. Bei Süßwassermilben finden sich einzellige Drüsen (glandulae unguales) im letzten Glied der Beine. Bei den Linguatuliden sind Drüsen vorhanden, welche an der Basis der 4 Klammerhacken ausmünden. Dieselben scheiden wahrscheinlich ein die Blutgerinnung hemmendes Sekret aus.

2. Drüsen, die nicht im Bereiche von Gliedmaßen ausmünden. Hierher gehören die an verschiedenen Stellen der Körperoberfläche durch (meist neben einer Borste liegende) Poren in der Chitincuticula ausmündenden Hautdrüsen, die in verschiedenen Abteilungen,

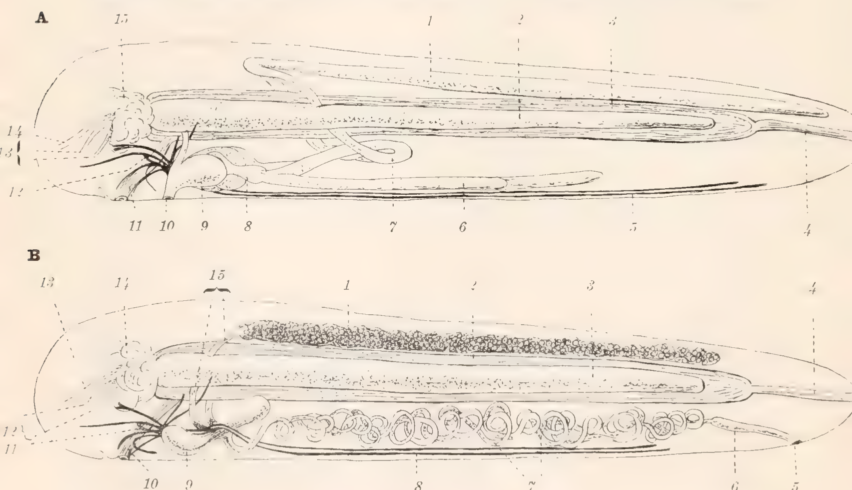


Fig. 10. **Schema der inneren Organisation von Pentastomum teretiusculum.** A **Männchen**: *1* Hode, *2* Hakendrüse, *3* Mitteldarm, *4* Enddarm, *5* Ventralnerven, *6* Ductus ejaculatorius, *7* Vesicula seminalis, *8* Vas deferens, *9* Cirrustasche, *10* Geschlechtsöffnung, *11* Vorderdarm, *12* Oberschlundkommissur, *13* Drüsenausführungsgänge zu den Haken, *14* zu der Papille, *15* Kopfdrüse (nur zum Teil gezeichnet). B **Weibchen**: *1* Ovarium, *2* Mitteldarm, *3* Hakendrüse, *4* Enddarm, *5* Genitalöffnung, *6* Vagina, *7* Uterus, *8* Ventralnerven, *9* Receptaculum seminis, *10* Vorderdarm, *11* Oberschlundkommissur, *12* Ausführungsgänge zu den Haken, *13* zur Papille, *14* Kopfdrüse, *15* Ovidukt. Nach Spencer 1893.

besonders häufig aber bei Milben und Linguatuliden beobachtet und teilweise als Oeldrüsen, Stigmendrüsen, Stinkdrüsen usw. bezeichnet worden sind. Bei Ixodes (Zecke) münden die Ausführungsgänge der sezernierenden Zellen je an der Spitze eines Haares, das zugleich den Fortsatz einer bipolaren Ganglienzelle empfängt. Bei Hydrachniden werden mehrere Drüsenzellen von einem Chitinrahmen eingefaßt und münden durch einen gemeinsamen Spalt seitlich von der die Oeffnung begleitenden Borste nach außen. Bei der Spinnengattung Trogulus (Opilionide) sind dem hier sehr dicken Chitin eigentümliche, sanduhrförmige Drüsen eingelagert, die mit ihrem distalen Teil papillenartig über die Oberfläche vorragen (modifizierte Drüsenhaare?). Der Raum zwischen diesen „Hautwärzchen" ist mit eingelagerten Fremdkörpern dicht angefüllt. Wahrscheinlich handelt es sich um ein Kleborgan. Bei den Linguatuliden findet sich außer zahlreichen einzelligen Hautdrüsen (von vielleicht exkretorischer Funktion) und den schon erwähnten Hakendrüsen eine vielzellige, auf 2 papillenartigen Erhebungen am Vorderende mündende sogenannte Kopfdrüse. Nach den Befunden an Pentastomum (aus der Schlangenlunge) scheinen Kopf- und Hakendrüsen einem gemeinsamen Drüsensystem anzugehören, das in einen vorderen, im Kopfe gelegenen unpaaren Teil zerfällt („Kopfdrüse") und in einen paarigen, in Form zylindrischer Schläuche den Oesophagus und Magendarm begleitenden Abschnitt („Hakendrüsen"). Jederseits am Körper gehen 3 Ausführungsgänge ab, von denen 2 zu den Hacken, der dritte zu der Papille der betreffenden Seite sich begibt (Fig. 10).

Auch die Giftdrüse des Scorpions (Fig. 11) ist als eine Hautdrüse zu betrachten. Sie ist paarig, liegt in dem blasig angeschwollenen

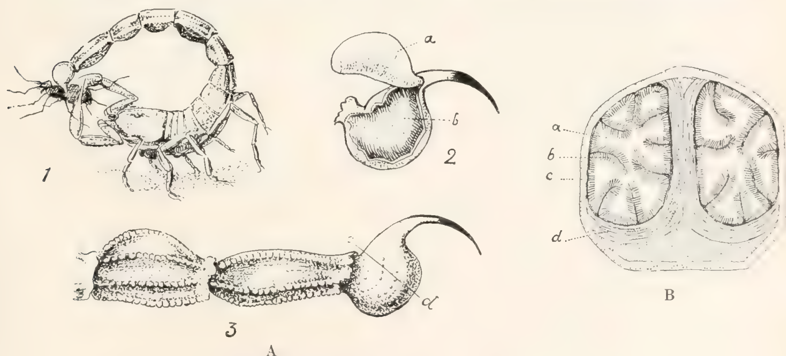


Fig. 11 A. *1* **Scorpio occitanus**, eine Spinne fassend. *2* **Telson** (*b*), geöffnet, mit Giftdrüse (*a*). *3* Die 3 letzten Körpersegmente, *c—d* Querschnitt von Fig. 11 B. Nach Joyeux-Laffuie 1883 aus Fredericq 1910. Fig. 11 B. **Querschnitt durch das Endglied von Scorpio occitanus.** Nach Joyeux-Laffuie 1883 aus Fredericq 1910.

Endsegment des Postabdomens und mündet mit 2 getrennten Oeffnungen an der Spitze des Giftstachels, mit dem das Endsegment bewaffnet ist, nach außen. Die ebenfalls in einem Paar vorhandenen Giftdrüsen („Analdrüsen", „Stinkdrüsen") von Thelyphonus liegen im hinteren Teile des Abdomens; sie erstrecken sich nach vorn bis in das 5. Abdominal-

segment und münden zu beiden Seiten des Afters, an der Basis des Schwanzfadens nach außen. (Sie scheiden Ameisensäure aus.) Bei Phalangiden und Sironiden (= Cyphophthalmiden) findet sich im Cephalothorax ein Drüsenpaar (die sogenannten „Krohnschen“ Drüsen), dessen Ausführungsgänge durch 2 Oeffnungen (Foramina supracoxalia) an der Rückenseite des Cephalothorax ausmünden. (Bei den Phalangiden handelt es sich wahrscheinlich um Stinkdrüsen.) Ebenfalls an der Dorsalseite befindet sich bei den Zecken (Ixodidae) unter den Acariden die Mündung einer paarigen sackförmigen (Ornithodorus) oder aus fingerförmigen Divertikeln (Rhipicephalus) bestehenden Drüse („Kopfdrüse“, „Subcutaldrüse“). Sie mündet mittels eines ausstülpbaren Ausführungsganges hinter dem als „Kopf“ bezeichneten Körperabschnitt. (Ihr Sekret dient dem Verkleben der abgelegten Eier; [bei gewissen Zeckenarten werden dieselben auf dem „Kopfe“ befestigt].)

IV. Das Nervensystem.

Die Gliederung des Körperstammes spiegelt sich in der Gliederung des Nervensystems wieder. Entsprechend der reichen Gliederung des Körpers der Scorpioniden weist auch das Bauchmark bei diesen Arachnoiden die größte Zahl von Knoten auf, während bei den Araneiden und Acariden die Konzentration den Höhepunkt erreicht. Es handelt sich, wie bei anderen Arthropoden, um Verlagerungen, Verschmelzungen und auch um Reduktionen ursprünglich gesonderter, sich segmental wiederholender Ganglienpaare, und diese Vorgänge lassen sich während der ontogenetischen Entwickelung direkt beobachten.

Das Gehirn steht mit dem Bauchmark durch kurze Schlundkonnektive in Verbindung. Aus ihm entspringen die Augennerven und meist auch die Nerven der Cheliceren. Daß letzteres Verhalten sekundärer Natur ist, wurde schon erwähnt.

Ueber den Aufbau des Gehirns s. S. 279. Auch sei hier nochmals darauf hingewiesen, daß beim Skorpion die ursprünglich postösophageale Lage der Chelicerenganglien auch beim Erwachsenen noch sich bekundet, indem die von diesen Ganglien abgehenden Fibrillenbündel erst hinter dem Oesophagus zur Vereinigung gelangen (S. 280).

Bei den Phalangiden liegen die Ganglien, an deren vorderem Ende die Nerven für die Cheliceren entspringen, jederseits in den hier sehr mächtig entwickelten Schlundkonnektiven, die den über dem Oesophagus liegenden Teil der vom Schlund durchbohrten Ganglienmasse — das Gehirn — mit dem Bauchmark verbinden.

Was das Bauchmark der Arachnoiden anbetrifft, so verschmelzen überall, auch bei den am reichsten gegliederten Scorpioniden und Solpugiden, nicht nur alle Ganglien des Cephalothorax, sondern auch eine Anzahl vorderer Abdominalganglien zu einer großen thoracalen Ganglienmasse, aus welcher die Nerven für die 2.—6. Extremität und für die vorderen Abdominalsegmente entspringen. Im Abdomen können sich mehrere Ganglien gesondert erhalten (Scorpioniden, Fig. 12), oder es findet sich nur 1 Ganglion (Thelyphoniden [Fig. 13], Solpugiden, Chernetiden, Mygaliden, unter den Araneiden) (Fig. 33). Bei den dipneumonen Araneiden und den Acariden (Fig. 14) hingegen stellt das gesamte Zentralnervensystem, Gehirn und Bauch-

mark, eine einzige, vom Oesophagus durchbohrte Masse dar, deren hinter dem Schlunde gelagerter größerer Teil das gesamte verschmolzene Bauchmark darstellt, von dem die Nerven sternförmig ausstrahlen. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei den Phalangiden.

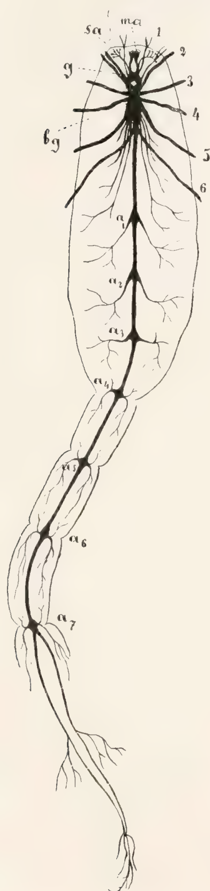


Fig. 12.

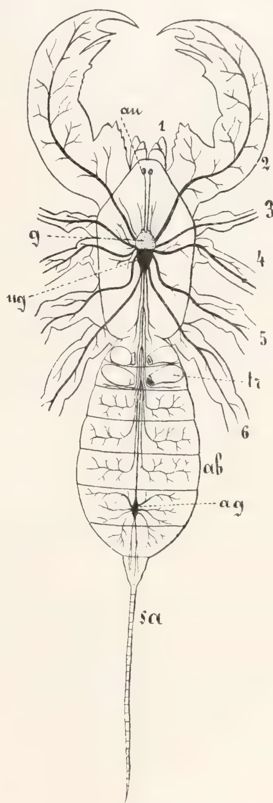


Fig. 13.

Fig. 12. **Nervensystem des Scorpions.** *1—6* Nerven der 6 Gliedmaßenpaare, a_1—a_7 Ganglien des Abdomens, *bg* große untere Schlundganglienmasse, *g* Gehirn, *ma* Mittelaugen, *sa* Seitenaugen. Nach NEWPORT 1843.

Fig. 13. **Nervensystem von Thelyphonus caudatus.** *1—6* erstes bis letztes Gliedmaßenpaar mit den entsprechenden, von der Brustganglienmasse kommenden Nerven. *ab* Abdomen, *ag* Abdominalganglien, *au* Augen, *g* Gehirn, *sa* gegliederter Schwanzanhang, *ug* Brustganglienmasse. Nach BLANCHARD.

Der Schwund einer gegliederten abdominalen Ganglienkette bei den Arachnoiden kann durch verschiedene, zusammenwirkende Faktoren hervorgerufen werden: 1) durch eine Verlagerung der abdominalen Ganglienknoten nach vorn und Verschmelzung derselben mit dem Thoracalknoten; 2) durch Verschmelzung mehrerer abdominaler Ganglien zu einem abdominalen Knoten; 3) vielleicht auch durch Aufgehen der Ganglien in den das Abdomen durchziehenden, paarigen oder äußerlich unpaaren Nervenstamm und 4) durch Konzentration des gesamten Bauchmarkes in einer einzigen Brustganglienmasse.

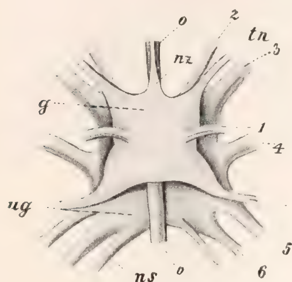


Fig. 14. **Zentralnervensystem (Brustganglienmasse von Gamasus),** schematisch. *1—6* Nerven der 6 Gliedmaßenpaare, *1* der Cheliceren (Mandibeln), *2* der Pedipalpen (Maxillen), *g* Gehirn, *ns* Eingeweidenerv, *nz* Zungennerv, *o* Oesophagus, *tn* Nerv des Maxillartasters, *ug* untere Schlundganglienmasse. Nach Winkler 1888.

Bei den Scorpioniden, wo das Nervensystem im Abdomen noch am reichsten gegliedert ist, weist dasselbe beim Erwachsenen 7 abdominale Knoten auf, 3 präabdominale, 3 postabdominale und einen an der Grenze zwischen Prä- und Postabdomen. Ueber die Zugehörigkeit dieses 4. Ganglienpaares zum Prä- oder Postabdomen lauten die Angaben verschieden. Nach den Feststellungen von Police (1900) ist die Lage dieses

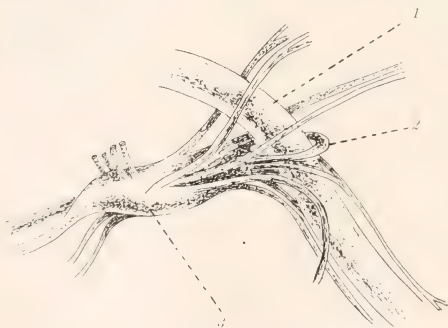


Fig. 15. Seitenansicht der **Ganglienmasse von Pentastomum teretiusculum** (halbschematisch). *1* Oesophagus, *2* Supraösophagealkommissur, *3* subösophageale Ganglienmasse. Nach Spencer 1893.

4. Ganglions variabel; sowohl bei den verschiedenen Arten als auch bei Individuen ein und derselben Art kann dasselbe im letzten Präabdominalsegment, in anderen Fällen im 1. Segment des Postabdomen angetroffen werden. Wahrscheinlich ist es letzterem zuzurechnen. Die von ihm ausgehenden Nerven begeben sich stets zur Muskulatur des 1. postabdominalen Segmentes.

Die Konnektive (Längskommissuren) des Arachnoiden-Bauchmarks sind fast überall, wo sie unterscheidbar sind, in der Mittellinie zu einem äußerlich einheitlichen medianen Längsstrang verschmolzen.

Stark reduziert ist das Nervensystem der endoparasitisch lebenden Linguatuliden (Fig. 15). Es beschränkt sich auf eine unter dem Schlunde gelegene Ganglienmasse und eine den Schlund umgreifende Kommissur, an welcher sich keine besondere Gehirnanschwellung nachweisen läßt. Diese starke Reduktion des Gehirnteiles ist wohl in erster Linie eine Folge der Rückbildung der Augen.

Ein sympathisches Nervensystem ist bei verschiedenen Arachnoiden nachgewiesen (Scorpioniden, Araneiden, Phalangiden, Acarinen). Beim Skorpion gehen vom Gehirn 3 Nervenpaare ab, die

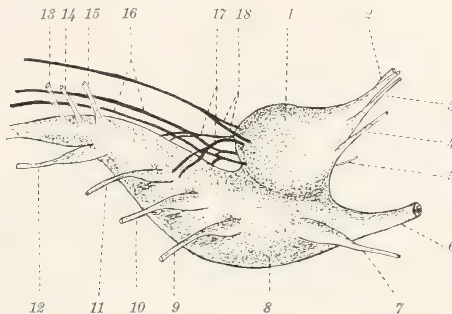


Fig. 16. **Schlundganglienmasse von Euscorpius italicus.** (Das sympathische Nervensystem rekonstruiert, halbschematisch.) *1* Vorderhirn, *2* Nerven der Medianaugen, *3* der Seitenaugen, *4* der Cheliceren, *5* des Rostrum, *6* der Pedipalpen, *7*, *9*, *10* und *11* der Gangbeine, *8* Unterschlundganglion, *12* Nerven der Kämme, *13*—*15* die 3 ersten Abdominalnerven, *16*—*18* die 3 Paar Eingeweidenerven (*16* N. intestinales, *17* laterales, *18* Herznerven). Nach POLICE 1903.

sich zum Darm und seinen Ausstülpungen sowie zum Herzen begeben. Letztere verschmelzen über dem Herzen zu einem median verlaufenden unpaaren Herznerven (Fig. 16).

Die Opilioniden besitzen ein im ganzen Verlaufe paariges Eingeweidenervensystem. Der bei seinem Austritt scheinbar einheitliche Eingeweidenerv entspringt am hinteren Rande des Thoracalknotens, durchzieht jedoch mit seinen Fasern die Schlundkonnektive und wurzelt im Gehirn. Die Eingeweidenerven können von einem gleichmäßig dicken Ganglienbelag umgeben sein (Pachylus), oder es finden sich in ihrem Verlauf ein Paar deutlich lokalisierte Intestinalganglien eingeschaltet (Phalangium opilio).

V. Sinnesorgane.

A. Die Augen.

Die meisten Arachnoiden besitzen Augen. Diese sind unicorneal, unterscheiden sich jedoch, abgesehen davon, in wesentlichen Punkten von den ebenfalls einlinsigen Ocellen anderer Arthropoden. Fast immer zieht eine Fortsetzung der Epidermis als sogenannter Glaskörper unter der Cuticularlinse hinweg.

Die Augen der Hydrachniden stellen einschichtige Grubenaugen dar wie die Ocellen mancher Myriapoden und Insektenlarven, doch zeigen die Sehzellen eine Anordnung in Gruppen (Retinulae), wie dies für die Komplexaugen der Arthropoden charakteristisch ist. Die Augen der Scorpioniden und Araneiden sind Blasenaugen, und zwar, mit Ausnahme der „Nebenaugen" der Spinnen, invertierte Blasenaugen.

Zahl und Lage der Augen. Die Augen der Arachnoiden sind Sitzaugen und liegen zu 2—12 symmetrisch verteilt auf der Oberfläche des Cephalothorax.

Solpugidea: zwei große Ocellen auf einem gemeinsamen Höcker. Scorpionidea: 3—6 Paar Augen, von denen 1 Paar, die großen „Mittelaugen", in der Mitte, die übrigen am vorderen Rande des Cephalothorax liegen. In seltenen Fällen fehlen Augen. Chernetidae: 0, 1 oder 2 Paar Augen. Pedipalpi: 4 Paar Augen, von denen 2 größere in der Mitte, nahe dem Vorderende, auf einem Augenhügel und 3 jederseits am Vorderrande des Cephalothorax liegen. Phalangidea: gewöhnlich 1 Augenpaar, in der Mitte des Cephalothorax auf einer Erhebung. Bei Cyphophthalmus jederseits an der Kopfbrust ein Auge auf einem Höcker. Araneidea: gewöhnlich 8, seltener 6 oder weniger Augen, symmetrisch, meist in zwei Querreihen auf dem Cephalothorax angeordnet. Anordnung systematisch wertvoll. Acarina: Augen 0 oder in 1—2 Paaren vorhanden. Linguatuliden: Augen fehlen.

Der Bau der Mittelaugen der Scorpioniden (Fig. 17 u. 18). Das Mittelauge des Scorpions nimmt seiner Struktur nach eine vermittelnde Stellung ein zwischen einem einfachen Auge (Ocellus) und

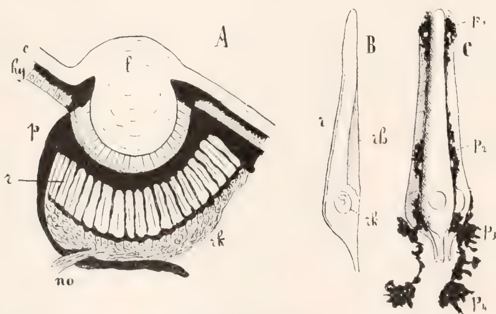


Fig. 17. A **Schnitt durch ein Mittelauge von Euscorpius italicus** (nach Carrière). *c* Chitinpanzer. *hy* Hypodermis, *l* Chitinlinse. Die Hypodermis setzt sich als sogenannter Glaskörper unter der Linse fort. *p* Pigmentzellen, *r* Retinulae, *rk* die proximalen, kernführenden Teile der Retinulae, *no* Augennerv. B Eine einzelne Retinulazelle (*r*) mit dem Rhabdomer (*rh*) und dem Kerne (*k*). C Eine Retinula mit den Pigmentzellen p_1, p_2, p_3, p_4 (B und C nach Ray Lankester).

einem zusammengesetzten oder Facettenauge. Mit dem Ocellus stimmt es darin überein, daß es eine einzige cuticulare Cornealinse besitzt, mit dem Facettenauge hat es das gemein, daß seine Sehzellen (Retinazellen im Sinne Grenachers) in Gruppen, sogenannten Retinulae,

zusammenstehen. Von beiden unterscheidet es sich dadurch, daß seine Mehrschichtigkeit eine ursprüngliche ist.

Unter der Cuticularlinse liegt als Fortsetzung der Körperepidermis eine Epithelschicht, welche die Matrix der Linse darstellt und als Glaskörper bezeichnet wird. Unter dem Glaskörper folgt die Schicht der Retinulae. Jede Retinula besteht aus 5 Sehzellen, die in ihrem proximalen und distalen Teile Pigment führen, während der mittlere Abschnitt vom Rhabdomer eingenommen wird. Die 5 Rhabdomere verschmelzen in der Achse der Retinula zu einem Rhabdom. Jedes Rhabdomer ist selbst wieder das Verschmelzungsprodukt eines Stiftchensaumes. (Nach

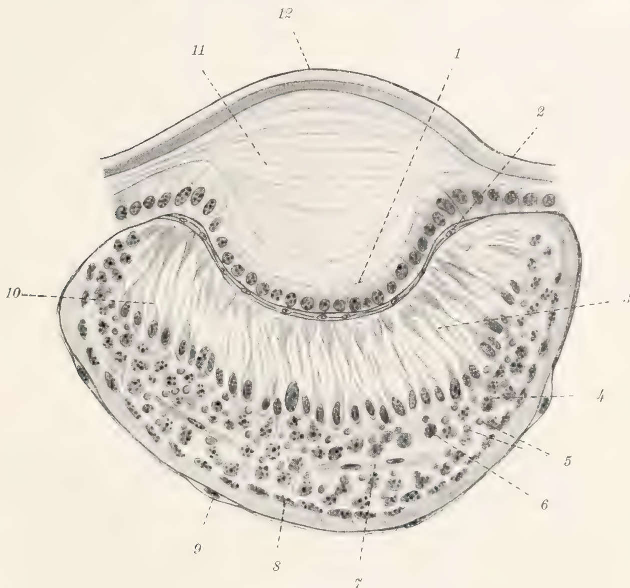


Fig. 18. **Schnitt durch das Mittelauge eines jungen Euscorpius carpathicus.** (Das Pigment ist entfernt.) *1* Glaskörper, *2* präretinale Membran, *3* Sehzellenschicht („Retina"), *4* Kern einer Sehzelle, *5* Phaosphärenschicht, *6* Phaosphären, *7* Kern einer Phaosphärenzelle, *8* Faser des Sehnerven, *9* Postretina, *10* Bindegewebszelle, *11* Sehzelle, *12* Linse, *13* Cuticula. Nach Police 1908.

Hesses Untersuchungen sind auch im Auge der Arachnoidea freie Neurofibrillenenden, sogenannte Stiftchensäume, die lichtrezipierenden Elemente der Sehzellen.) Hinter der Schicht der Retinulae folgt die sogenannte Phaosphärenschicht. Die Phaosphären sind eigentümliche, lichtbrechende Körper (Differenzierungsprodukte des Plasmas bestimmter Zellen), die mit der Sehfunktion wahrscheinlich direkt nichts zu tun haben. Nach neueren Untersuchungen soll es sich um Stoffwechselprodukte handeln. Der Sehnerv tritt durch die Phaosphärenschicht hindurch und mit je einer Faser an die einzelnen Sehzellen heran.

Entwickelungsgeschichtlich gehen die Mittelaugen des Scorpions aus taschenförmigen Einstülpungen des Ektoderms hervor. Das Lumen der schräg unter der angrenzenden Epidermis verlaufenden Tasche ist auf einen feinen Spalt reduziert, der früh verschwindet. Die über der vom übrigen Ektoderm sich abschnürenden Einstülpung liegenden Epidermiszellen stellen den Glaskörper dar und scheiden die Linse ab. Die darunter folgende äußere Schicht der ursprünglichen Einfaltung wird zur Sehzellenschicht. Die Phaosphärenschicht entwickelt sich aus der hinteren Taschenwand.

Die Seitenaugen der Scorpionidea stimmen nach Anlage und Bau in den Hauptpunkten mit den Medianaugen überein, doch sind hier die Rhabdomere unregelmäßig und in inkonstanter Zahl um eine gemeinsame Achse gruppiert, ohne miteinander zu verschmelzen. Zu eigentlicher Rhabdombildung kommt es also nicht. Dagegen ist eine solche nachgewiesen für die Augen der Phalangiden. In den Augen von Phalangium bilden je 4 Sehzellen (1 zentrale und 3 periphere) eine Retinula. Die zentral gelagerte Sehzelle einer jeden Retinula scheidet ein zentrales Rhabdomer aus, das an drei Stellen die Oberfläche der Zelle erreicht und hier mit den exzentrisch orientierten Rhabdomeren der 3 peripheren Zellen zu einem Rhabdom verschmilzt.

Sehr eigentümlich erscheint das Verhalten der lichtrezipierenden Elemente, der sogenannten „Stäbchen", in den Augen der Spinnen. Man pflegt „Hauptaugen" (rostrale Mittelaugen) und „Nebenaugen" (sämtliche übrige Augen) zu unterscheiden. Dieselben zeigen verschiedenen Bau (Fig. 19). Bei beiden folgt unter der Linse und dem Glaskörper

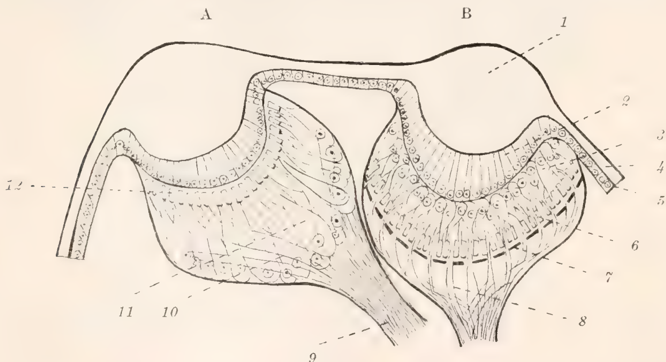


Fig. 19. **Schema vom Hauptauge (A) und Nebenauge (B) einer Spinne.** (Entworfen im Anschluß an Korschelt und Heider.) *1* Linse (des Nebenauges), *2* Glaskörper, *3* Retina, *4* Cuticula, *5* Hypodermis, *6* Stäbchen, *7* Tapetum, *8* Nervenfaser, *9* Opticus, *10* Nervenfasern, *11* Retina, *12* Stäbchen des Hauptauges. Nach Hentschel 1899.

die Schicht der Sehzellen, die Retina. Jede Retinazelle zeigt in den Hauptaugen dem Lichte zugekehrt ein Stäbchen und dahinter folgend den Kern der Retinazelle. In den Nebenaugen ist umgekehrt das Stäbchen vom Lichte abgewandt, der Kern vor demselben gelagert. In den Nebenaugen folgt außerdem hinter der Retina ein sogenanntes Tapetum (Nebenbelichtungsapparat). Demselben sind die Stäbchen zu-

gewandt. Die Hauptaugen entstehen ontogenetisch wie beim Scorpion aus taschenförmigen Einfaltungen des Ektodermepithels, die schräg verlaufend der benachbarten Epidermis sich anschmiegen, und deren äußere, invertierte Wand die Retina liefert. Da die Retinazellen jedoch im ausgebildeten Auge nicht invertiert erscheinen, sondern ihre Stäbchen dem Lichte zukehren, so muß eine Umordnung („Reversion") der einzelnen Sehzellen angenommen werden. Bei der Entstehung der Nebenaugen dagegen findet keine Einfaltung, sondern nur eine leichte Einsenkung des Epithels statt, aus dem die Retina hervorgeht. Im Gegensatz dazu erscheinen nun aber hier die Stäbchen vom Lichte abgewandt, hinter den Kernen liegend. Auch hier muß also eine Umordnung der einzelnen Sehzellen angenommen werden, um Entstehungsweise und definitive Struktur der Retina für das Verständnis in Einklang zu bringen. Die Nervenfasern verbinden sich stets mit demjenigen Teil der Sehzelle, der den Kern enthält. Bei den Nebenaugen treten dieselben durch das trichterförmige oder rostförmig durchlöcherte Tapetum hindurch und durchlaufen die Retina, um zu der kernführenden Basis der Sehzellen zu gelangen. (Auch für die Augen des Skorpions muß eine solche Reversion der Sehzellen angenommen werden, damit in dem seiner Entstehung nach invertierten Sehepithel die Zellen so orientiert werden, daß sie die Stäbchen dem Lichte zukehren.)

B. Andere Sinnesorgane.

1. Die Spaltorgane (leierförmigen Organe, Fig. 20, 21 u. 22). Bei Pedipalpen, Phalangiden, Pseudoscorpioniden und Araneiden finden sich an der Unterseite des Cephalothorax, besonders aber an den Extremitäten (mit Ausnahme des letzten Gliedes derselben),

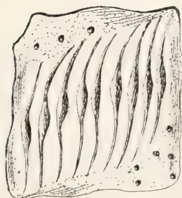


Fig. 20.

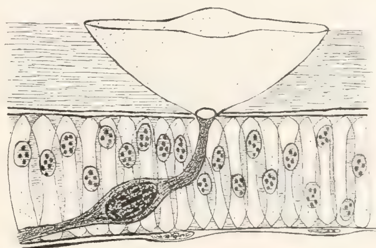


Fig. 21.

Fig. 20. **Leierförmiges Organ.** (Von der Dorsalseite des 2. Extremitätengliedes von Cyrtauchenius WALK.) Nach GAUBERT 1892.

Fig. 21. **Einzelne Spaltöffnung eines leierförmigen Organs.** Schematisch. *1* Cuticula, *2* Hypodermis. Nach M'INDOO 1911.

in bestimmter Lage und Anordnung Gruppen von überaus feinen Spaltöffnungen, die in der Mitte verbreitert erscheinen und in einen Kanal führen, der in der unteren Schicht der Cuticula sich erweitert; nach außen ist der Kanal durch eine feine Membran verschlossen. Im Inneren des Kanales befinden sich die Fortsätze von Sinneszellen, die ihrerseits wiederum mit Nervenfasern verbunden sind, die vom Extremitätennerv

sich abzweigen (Fig. 22). Bei den Thelyphoniden sind die Spaltorgane relativ einfach gebaut und durch alle Uebergänge mit den gewöhnlichen Porenkanälen verbunden, wie sie an mit dickerem Chitin versehenen Stellen des Körperepithels sich vorfinden, und in welche Fortsätze von Epidermiszellen hineinragen. Die leierförmigen Organe scheinen der Wahrnehmung von Temperaturschwankungen zu dienen.



Fig. 22. **Querschnitt durch den Trochanter von Agelena naevia, die Innervation eines leierförmigen Organs zeigend.** *1* leierförmiges Organ, *2* Cuticula, *3* Epidermis, *4* Venensinus, *5* Muskel, *6* Arterie, *7* Nerv der Extremität, *8* Nervenast, *9* Sinneszellen. Nach M'Indoo 1911.

Eine gewisse Aehnlichkeit mit den leierförmigen Organen haben die den Weibchen einer Abteilung der Zecken (Unterfamilie: Ixodinae) zukommenden sogenannten Porenplatten. Es sind dies paarige, dorsal an der Basis des Rostrums gelegene, von feinen Poren durchbohrte Chitinplatten, unter welchen mit ihren Fortsätzen in die Porenkanäle eindringende Sinneszellen sowie Drüsenzellen (deren Ausführungsgänge in die Poren münden) gelegen sind. Die Bedeutung dieses sensitiv-sekretorischen Apparates ist unaufgeklärt.

2. Die Sinnesorgane der Skorpionskämme (Fig. 23) sind von dreierlei Art: a) Am Ende der einzelnen Lamellen des Kammes befindet sich ein aus zahlreichen Sinneszapfen gebildetes Sinnesfeld. Unter der Epidermis liegen in dieser Region spindelförmige Gruppen

von Sinneszellen, die einerseits (an ihrer Basis) mit Nervenfasern in Verbindung stehen und andererseits durch die Epidermis hindurch feine Fortsätze in die Sinnespapillen senden. Sodann finden sich b) über die ganze Oberfläche des Kammes zerstreut Sinnesborsten, in die Fortsätze von in der Epidermis selbst gelagerten Sinneszellen hineinragen,

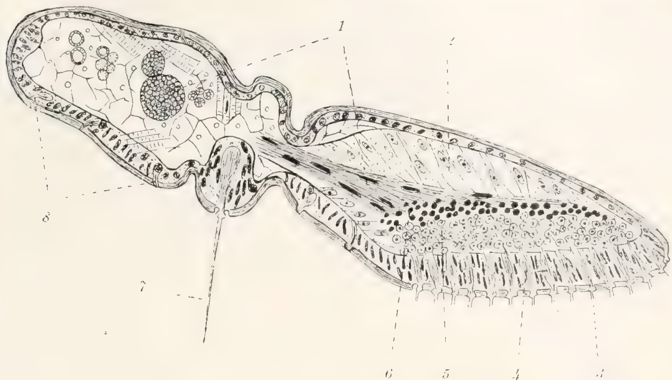


Fig. 23. **Senkrecht zum Sinnesfeld geführter Längsschnitt durch einen Kammzahn von Euscorpius.** *1* Nerv, *2* Begleitzellen, *3* Sinneszapfen, *4* Sinneszellstrang, *5* Kerne der Sinneszellen, *6* Nervenfaserkern, *7* Sinnesborste, *8* einzelne Sinneszellen. Nach SCHRÖDER 1908.

sowie c) einzelne Sinneszellen, die mit Sinnesfortsätzen in nach außen offene Kanäle der Cuticula hineinragen. Wahrscheinlich handelt es sich um Tastorgane, bei der letzteren Kategorie vielleicht um Riechorgane. (Auch eine Rolle als Erregungsorgan bei der Begattung wird den Skorpionskämmen zugeschrieben.)

3. Die Fächerorgane der Solifugen („Malleoli", „raquettes coxales").

Galeodes zeigt an der Unterseite des letzten Beinpaares je 5 Sinnesorgane (2 an der Coxa, 2 am Trochanter, 1 am Femur), die in ihrem Bau mit denjenigen der Skorpionskämme eine gewisse Uebereinstimmung zeigen. Auf einem Stiel erhebt sich ein flaches, fächerförmiges Plättchen, an dessen vorderem Rand eine Sinnesrinne sich befindet. Ein starker Nerv durchzieht das Organ und zieht, fächerförmig sich ausbreitend, mit seinen einzelnen Fasern zu Gruppen von Sinneszellen, welche ihrerseits Bündel von Sinnesfasern in die distal gelegene Sinnesgrube senden. Ihre Endspitzen reichen bis nahe unter die Oberfläche der Cuticula, in die sie eindringen. Auch diese Organe dürften der Tastfunktion dienen. Sinnesorgane unbekannter Funktion sind die früher als Hörorgane beschriebenen sogenannten HALLERschen Organe der Ixodidae. Es handelt sich um am Grunde mit Sinneshaaren ausgerüstete, durch einen schlitzförmigen Porus mit der Außenwelt kommunizierende, von Chitin ausgekleidete Höhlen oder Gruben am Tarsus des 1. Beinpaares. Ein Otolith ist in denselben nicht vorhanden (NUTTALL 1908). Vielleicht handelt es sich um Geruchsorgane.

Völlig unaufgeklärt ist die Bedeutung der „Caudalorgane“ der Thelyphoniden, die dorsal am 12. Abdominalsegment (in der Zahl von 2—4) sowie ventral an den Gliedern des Schwanzfadens (je 1) sich finden und als Anhäufungen großer zylinderförmiger Zellen sich darstellen. Das Chitin ist an der betreffenden Stelle glatt und durchsichtig. Leuchtorgane?

VI. Der Darmkanal

nimmt im allgemeinen einen gestreckten Verlauf durch den Körper. Man kann an ihm die bekannten 3 Abteilungen: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm unterscheiden. Vorderdarm: Auf den Mund oder die Mundhöhle folgt der muskulöse Pharynx, welcher meist als Saugpumpe fungiert, indem er durch besondere, sich an ihn ansetzende Muskelgruppen erweitert und durch Ringmuskeln verengert werden kann. Der Pharynx geht in den engen Oesophagus oder die Schlundröhre über. Diese tritt durch den Schlundring hindurch und mündet in den Mitteldarm ein. Vor dem Uebergang in

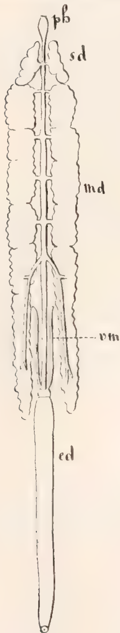


Fig. 24.

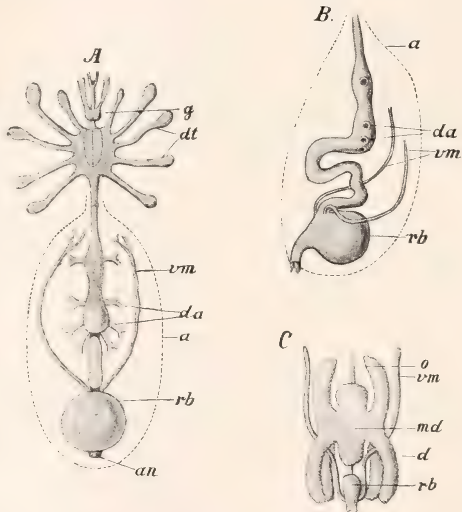


Fig. 25.

Fig. 24. **Darmkanal des Scorpions.** *ed* Enddarm, *md* Mitteldarmdivertikel, *ph* Pharynx, *sd* Speicheldrüsen, *vm* Malpighische Gefäße. Nach Newport 1843.

Fig. 25. **A Verdauungsapparat von Mygale caementaria, B der abdominale Teil desselben,** von der Seite. **C Verdauungsapparat eines Gamasus (Milbe).** Schematisch. In allen 3 Figuren bedeutet: *da* Darmdivertikel (Leber) des Abdomens, nur die Mündungen in den abdominalen Mitteldarm gezeichnet, *dt* Darmdivertikel des Thorax, *g* Gehirn, *md* Mitteldarmdivertikel von Gamasus, *rb* Rectalblase (Kloake), in welche sowohl der Darm als auch die Malpighischen Gefäße (*vm*) einmünden. A und B nach Dugès in Cuvier, Règne animal. C nach Winkler 1888.

letzteren schwillt er bei den Araneiden sowie bei Bdella unter den Milben noch zu einem Saugmagen an. Der Mitteldarm bildet den weitaus größten Teil des Darmes. Er zeigt bei den Arachnoiden in sehr hohem Maße die Tendenz, blindsackförmige Ausstülpungen zu bilden, welche alle übrigen Eingeweide zusammengenommen an Umfang und Masse übertreffen. Wo am Körperstamm Cephalothorax und Abdomen deutlich gesondert sind, können sich diese Ausstülpungen in beiden Leibesregionen wiederholen. Die ganze Masse des Mitteldarmes mit seinen Ausstülpungen stellt den verdauenden Chylusmagen dar und besitzt drüsige Wandungen. Die flüssige Nahrung gelangt bis an die letzten Enden der Magenausstülpungen, die man mit Unrecht schlechthin als Leberschläuche bezeichnet hat.

Der Enddarm ist gewöhnlich sehr kurz. Er mündet durch die ventral am hinteren Körperende gelegene Afteröffnung nach außen. In den Enddarm münden schlauchförmige Exkretionsorgane, die als Malpighische Gefäße bezeichnet werden. Sie sind meist in einem Paar, seltener in mehreren Paaren vorhanden. Bei Acarinen findet sich häufig ein unpaarer Exkretionsschlauch.

Die dorsale Wand des Enddarmes ist häufig (Araneiden, Pedipalpen, Acarinen) in Form einer muskulösen Blase ausgebuchtet. Es sieht dann so aus, als ob die Malpighischen Gefäße einerseits, der Enddarm andererseits in eine gemeinsame Endblase einmünden, und zwar nicht an deren blindem Ende, sondern nahe ihrer äußeren Mündung, d. h. der Afteröffnung. In der Struktur ihrer Wandungen stimmt die Rectalblase — die oft auch als Kloake bezeichnet wird — mit den Malpighischen Gefäßen überein, nicht mit dem Enddarm.

Der Umstand, daß die Arachnoiden gleich den Antennaten Malpighische Gefäße besitzen, welche den Krebsen und auch den Xiphosuren fehlen, schien sehr wichtig für die Beurteilung der systematischen Stellung der Arachnoiden. Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß sowohl die sogenannte Rectalblase, als auch die Malpighischen Gefäße der Arachnoidea entodermale Bildungen sind, die vom Mitteldarm aus angelegt werden zu einer Zeit, da zwischen dem hinteren Ende desselben und der ektodermalen Anlage des Enddarmes, dem Proktodäum, überhaupt noch keine Verbindung besteht. Die dem Mitteldarm angehörenden Exkretionsorgane der Arachnoiden können also den ektodermalen Malpighischen Gefäßen der Myriapoden und Hexapoden nicht homolog sein. Sie lassen sich vielleicht, sowohl morphologisch als physiologisch, den drüsigen Blindschläuchen vergleichen, die bei gewissen Amphipoden in das hinterste Ende des Mitteldarmes einmünden und die als Harndrüsen betrachtet werden. (Auch mit Fortsätzen des Mitteldarmes von Insekten sind die Malpighischen Gefäße der Arachnoiden verglichen worden. Bei gewissen Hemipterenlarven soll diesen „Leberschläuchen" exkretorische Funktion zukommen.)

Vielfach sind Speicheldrüsen bei Arachnoiden beschrieben worden, doch ist unsere Kenntnis derselben noch eine mangelhafte, besonders was die Art der Ausmündung derselben betrifft. Als Speicheldrüsen werden oft auch die an den Pedipalpen ausmündenden Drüsen betrachtet. Bei den Prostigmata unter den Acarinen kommen ein Paar langer schlauchförmiger, nebst einigen Paaren (die Zahl ist bei den einzelnen Arten verschieden) mehr oder weniger runder Drüsen vor.

Die Drüsen jeder Seite münden mit einem gemeinsamen Ausführungsgang in die Mundhöhle. Das unter denselben befindliche Paar der sogenannten nierenförmigen Drüsen scheint bei zahlreichen Milben vorzukommen. Bei der Süßwassermilbe Thyas (Fig. 26) wurden 3 Drüsenpaare festgestellt. Die Drüsen jeder Seite münden wiederum in einen gemeinsamen Ausführungsgang, und durch denselben zwischen Cheliceren und Pedipalpen nach außen. Zwei derselben senden paarige Ausführungsgänge zum Hauptkanal. Außerdem mündet in die Mundhöhle eine unpaare, im Rostrum liegende Drüse, die vielleicht als Speicheldrüse funktioniert. Die ebenfalls unpaare Speicheldrüse der Oribatiden (Hornmilben) liegt zwischen Rostrum und Supraösophagealganglion und besteht aus einer Anzahl einzelliger Drüsen, die mit gemeinsamem Ausführungsgang in die Mundhöhle sich öffnen. Bei den Zecken scheinen ganz allgemein 2 Paar Speicheldrüsen vorzukommen, von denen das eine tubulös, das andere acinös gestaltet ist. Die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen von Ixodes zeigen spiralige Verdickungen, die an Tracheen erinnern. (Dieser Spiralfaden soll jedoch kontraktiler Natur sein und als Regulator bei der Sekretentleerung dienen.) Das Sekret dieser Drüsen enthält ein dem Hirudin ähnliches, die Blutgerinnung hemmendes Ferment.



Fig. 26. **Die Speicheldrüsen einer Seite von Thyas petrophilus (Milbe).** Die eine Drüse (*2*) nach rechts umgelegt, um die Ausführungsgänge deutlicher zu zeigen. *1* gemeinsamer Ausführungsgang, *2*, *3* und *5* die drei Speicheldrüsen einer Seite, *4* Sammelblase. Nach Michael 1895.

Bei verschiedenen Arachnoiden finden sich Drüsengruppen in der Oberlippe.

Das morphologische Verhalten der Mitteldarmdivertikel ist in den verschiedenen Ordnungen ein recht verschiedenes. Bei den Scorpioniden (Fig. 24) bilden sie jederseits im Praeabdomen eine 5-lappige Masse, die durch 5 Kanäle („Lebergänge“) mit dem Mitteldarm in Verbindung steht. Der Mitteldarm von Solpuga (Galeodes) zeigt in seinem vorderen Teile 4 Paar Diverticula. Die 2 hintersten verzweigen sich und dringen mit einem Ast in die 2 hinteren Beinpaare ein. Im Abdomen finden sich zahlreiche stark verzweigte Divertikel. Bei den Pseudoscorpioniden kommen 3 Mitteldarmdivertikel vor, 2 seitliche und ein unteres unpaares. Die beiden seitlichen zerfallen an ihrem Außenrande selbst wieder in 8 Lappen. Bei den Pedipalpen und Mikrothelyphoniden ist der im Cephalothorax gelegene Teil des Mitteldarmes mit Divertikeln ausgestattet, die als Saugmagen fungieren

(rhythmische Bewegungen ausführen), und außerdem Verdauungssekrete absondern. Es sind meist 4 Paar Divertikel vorhanden, bei Koenenia nur 1 Paar. Der abdominale Teil des Mitteldarmes ist durch zahlreiche Chylusdivertikel ausgezeichnet, die, fälschlich als Leber bezeichnet, das eigentliche verdauende Organ darstellen. Bei Koenenia handelt es sich um 5 Paar seichte Ausbuchtungen, bei den Thelyphoniden um komplizierte Lappenbildungen, die jederseits durch 4 Kanäle, von denen der hinterste sich in 2 Aeste gabelt, mit dem Darm in Verbindung stehen. Am Mitteldarm der Araneiden (Fig. 25 A und B und Fig. 27) müssen

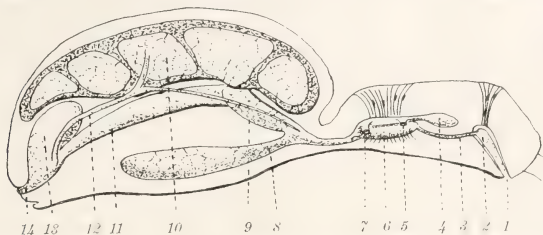


Fig. 27. **Darmapparat von Argyroneta aquatica**, vom Profil gesehen. Schematisiert. *1* Mundöffnung, *2* Pharynx, *3* Oesophagus, *4* 1. Divertikel des cephalothoracalen Mitteldarms, *5* 2. Divertikel, *6* Saugmagen, *7* 3. Divertikel, *8* ventraler Lebersack, *9* drüsiger Teil des Mitteldarms, *10* dorsaler Lebersack (im Durchschnitt dargestellt), *11* hinterer Teil des Mitteldarms, *12* MALPIGHIsches Gefäß, *13* Kloakalblase, *14* Enddarm. Nach HAMBURGER 1910.

wir einen cephalothoracalen und einen abdominalen Abschnitt unserscheiden. Der erstere hat oft 5, in anderen Fällen 3 Paar Divertikel. Die beiden vorderen Divertikel können miteinander über der Sternalseite der Brust anastomosieren und so einen Ring bilden. Oft — z. B. bei Epeira und vielen anderen Araneiden — biegen die lateralen Divertikel von der Seite her gegen die Mittellinie des Körpers unter das Thoracalganglion um, geben aber vorher je einen blinden Ast in das Coxalglied der Gliedmaßen ab. Bei Atypus besitzt der thoracale Teil des Mitteldarmes nur 3 Paar Divertikel; das vorderste Paar derselben bildet keinen Ring. Auch Argyroneta besitzt nur 3 Paar Divertikel (Fig. 27).

Im vorderen Teile des Hinterleibes der Spinnen bildet der hier etwas erweiterte Mitteldarm eine beträchtliche Zahl kleinerer und größerer, vielfach sich verästelnder Ausstülpungen, die durch Bindegewebe zu der Masse der fälschlich sogenannten „Leber" verbunden werden. Dadurch, daß in einem Teile der Zellen dieser Divertikel gefärbte Sekrete vorkommen, unterscheiden sie sich von den nicht gefärbten Divertikeln des cephalothoracalen Mitteldarmes.

Der Mitteldarm der Phalangiden stellt eine ziemlich geräumige Tasche dar, die seitlich und oben von zahlreichen (30) Blindschläuchen bedeckt ist. Diese Blindschläuche münden durch 6 seitliche und 1 vorderes Paar Oeffnungen in den Mitteldarm.

Auch der Mitteldarm der Acarinen (Fig. 25 C) weist kürzere oder längere Ausbuchtungen, Ausstülpungen oder Blindsäcke auf, deren Zahl wechselt. Oft finden sich 2 oder 3, bei den Prostigmata häufig 5 Paare. Bei Thyas (Hydrachnide) sind die Divertikel miteinander ver-

wachsen und öffnen sich ineinander. Der Mitteldarm erscheint daher ringförmig (Fig. 28).

Der Mitteldarm der Linguatuliden ist ein gestrecktes Rohr ohne Ausstülpungen oder Divertikel (Fig. 10).

Die Malpighischen Gefäße. Bei Scorpioniden münden 2 Malpighische Gefäße in den Enddarm. Bei einer Art (Sc. occitanus) sollen 4 Gefäße vorkommen, von denen zwei verästelt sind. Bei Araneiden bestehen die Malpighischen Gefäße aus vielfach verzweigten und anastomosierenden feinen Röhren, die sich schließlich jederseits zu 2 Sammelgängen vereinigen. Die beiden Sammelgänge der einen Seite münden mit einem gemeinsamen Endstück in die Kloakalblase ein.

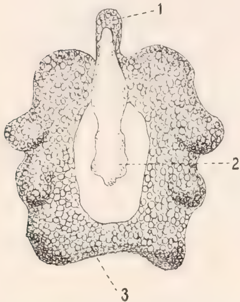


Fig. 28. **Mitteldarm und Exkretionsorgan von Thyas petrophilus (Milbe),** von oben gesehen. Vorderes Mitteldarmdivertikel zum Teil vom Exkretionsorgan bedeckt. *1* unpaares vorderes Divertikel, *2* Exkretionsorgan, *3* hintere Verbindungsbrücke. Nach Michael 1895.

Den Phalangiden fehlen Malpighische Gefäße. Die früher als solche gedeuteten Bildungen stellen den röhrenförmigen Abschnitt der Coxaldrüsen dar. (Von der exkretorischen Funktion dieser letzteren war oben S. 285 die Rede.) Auch die Mikrothelyphoniden entbehren der Malpighischen Gefäße. Ebenso die Pseudoscorpioniden. Bei Solifugen kommt ein Paar verästelter Gefäße vor. Malpighische Gefäße sind ferner bei vielen Acarinen vorhanden. Gewöhnlich stellen sie zwei gestreckte, bisweilen gewundene Schläuche dar, die in den Enddarm oder an der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm in den Darmkanal münden. Sie sind verhältnismäßig klein bei den Tyroglyphen und fehlen den Oribatiden. Bei den Gamasiden findet sich eine ähnliche Kloakalblase (Rectalblase) wie bei den Spinnen, in welche einerseits der Darm, andererseits die Malpighischen Gefäße einmünden. [Interessant ist das Verhalten der langen Malpighischen Gefäße bei der Larve in dem ersten Nymphenstadium von Gamasiden. Sie reichen hier (Fig. 5, S. 277) weit nach vorn und bilden an jedem Bein eine Schlinge, welche bis in dessen 3. oder 4. Glied hineinreichen kann. Das blinde Ende der beiden Gefäße dringt meist in das erste Beinpaar vor.] Bei den Prostigmata finden weitgehende Verschmelzungen der beiden Exkretionsschläuche statt. Die Vereinigung kann sich auf die distalen Abschnitte beschränken, so daß ein Y-förmiges Exkretionsorgan zustande kommt. Dasselbe besitzt keinen Zusammenhang mit dem Darm und mündet durch einen Exkretionsporus nach außen, (der irrtümlicherweise häufig als „Afteröffnung“ beschrieben wurde). Der Mitteldarm ist bei diesen Formen hinten blind geschlossen. Ein Enddarm fehlt im erwachsenen Zustande vollständig. Der Exkretionsporus entspricht der ehemaligen Kloakalöffnung. Die Verschmelzung der Exkretionsschläuche kann noch weiter gehen (Hydrachnida) und zur Entstehung eines völlig unpaaren Gebildes führen, das infolge Atrophie des hinteren Abschnittes samt der Mündung allseitig blind geschlossen erscheint. (Bei gewissen Formen tritt während der ontogenetischen Entwickelung vorübergehend eine Oeffnung nach außen auf, bei anderen ist auch dies nicht mehr der Fall.)

Die Ursache der allmählichen Rückbildung des Enddarmes bis zum völligen Verlust desselben ist nicht aufgeklärt. Allerdings nehmen die Formen mit blindgeschlossenem Mitteldarm nur flüssige Nahrung zu sich und diese einseitige Lebensweise wurde für das Fehlen des Enddarmes verantwortlich gemacht, doch ist eine derartige Ernährungsweise auch bei Formen mit wohlausgebildetem und funktionierendem Enddarm anzutreffen.

Bei den Linguatuliden sind keine MALPIGHIschen Gefäße ausgebildet. Der exkretorischen Funktion dienen vielleicht die sogenannten „Stigmendrüsen“. Die über Kopf und Vorderkörper zerstreut sich findenden zahlreichen „Stigmata“ sind die Mündungen unregelmäßig angeordneter, in sehr großer Zahl sich findender Hautdrüsen.

Im Dienste der Exkretion stehend, kommen außer Coxaldrüsen und MALPIGHIschen Gefäßen bei den Arachnoidea weit verbreitet einzelne exkretorische Zellen vor. Solche Nephrocyten (exkretorisch tätige Bindegewebszellen) finden sich zerstreut, im Bindegewebe liegend, in allen Teilen des Körpers (besonders unterhalb des Integumentes der Ventralseite) sowie in den Extremitäten, sodann zu Gruppen oder Strängen vereinigt besonders in der Umgebung des Herzens und dem Verlaufe des Nervensystems folgend. Sie sind in zahlreichen Arachnoidengruppen (Scorpioniden, Pseudoscorpioniden, Araneiden [Dipneumones und Tetrapneumones], Phalangiden und Acarinen) nachgewiesen und scheinen bei den Pseudoscorpioniden den hauptsächlichsten exkretorischen Apparat darzustellen. MALPIGHIsche Gefäße sowohl als auch Coxaldrüsen fehlen den Pseudoscorpioniden. Dagegen sollen bei dieser Gruppe einzelne Zellen der „Leber“ die Fähigkeit besitzen, Stoffe exkretartiger Natur abzusondern, wie dies für gewisse Acarinen bezüglich des Darmepithels nachgewiesen ist. (Bei Ixodes fallen solche mit Exkretkörnern beladene Darmepithelzellen der Degeneration anheim, schnüren sich ab, geraten in das Darmlumen und werden bei der nächsten Häutung nach außen befördert.)

VII. Das Blutgefäßsystem

zeigt innerhalb der Arachnoidenklasse sehr verschiedene Stufen der Ausbildung. Am höchsten ist es bei den Scorpioniden und dann bei den Araneiden ausgebildet. Das Blut bewegt sich nirgends vollständig in von der Leibeshöhle abgesonderten Blutgefäßen, vielmehr geht auch bei den Arachnoiden ein größerer oder kleinerer Teil des Kreislaufes in Blutsinussen und Blutlakunen vor sich, welche die Leibeshöhle darstellen. Es lassen sich deutliche Beziehungen zwischen dem Blutgefäßsystem und den Respirationsorganen feststellen. Wo die Atmungsorgane, wie z. B. bei den Scorpioniden und Araneiden als „Lungen“ stark lokalisiert sind, ist die Entfaltung des eigenwandigen Gefäßsystems am größten; wo die Atmungsorgane sich im ganzen Körper ausbreiten, aber auch da, wo besondere Atmungsorgane fehlen, reduziert sich der periphere Teil des Gefäßsystems, ja kann auch das Zentralorgan, das Herz, ganz in Wegfall kommen.

Das Zentralorgan, das Herz (Fig. 29, 30), zeigt, ähnlich wie bei den Krebsen, verschiedene Stufen der Konzentration von dem gestreckten, vielkammerigen, mit zahlreichen Ostienpaaren ausgestatteten Rückengefäß der Scorpioniden bis zu dem kurzen, einkammerigen, mit einem Ostienpaar versehenen Herzsack einiger Milben. Diese fortschreitende Konzentration steht offenbar mit der

fortschreitenden Konzentration des Gesamtkörpers in engem Zusammenhang.

Daß das Herz in einem Pericard liegt, ist in zahlreichen Fällen mit Sicherheit beobachtet. Muskeln und bindegewebige Stränge, welche sich einerseits an das Herz oder an das Pericard, andererseits an das Integument anheften, scheinen ziemlich allgemein vorzukommen. [Bei den Araneiden handelt es sich um Ligamente ausschließlich bindegewebiger Natur, auf welche die Pericardwandung sich fortsetzt und

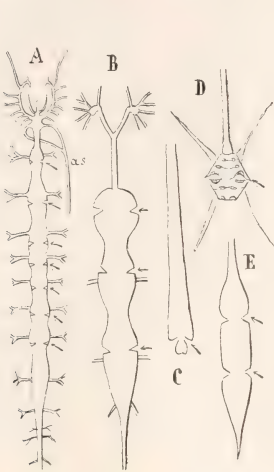


Fig. 29.

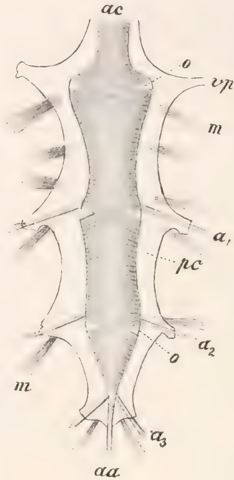


Fig. 30.

Fig. 29. **Herz verschiedener Arachnoiden.** A Scorpion, B Spinne (Araneide), C Obisium silvaticum, juv. (Pseudoscorpionide), D Gamasus fucorum, E junger Phalangide. A nach Newport, B—D nach Winkler 1886 und 1888.

Fig. 30. **Herz einer Spinne (Pholcus phalangoides).** *a*, a_2, a_3 Seitenarterien des Herzens, *aa* Aorta oder Arteria abdominalis, *ac* Aorta cephalica, *m* Flügelmuskeln, die sich an das Pericard ansetzen, *o* Ostien des Herzens, *pc* Pericardium, *vp* Ursprung der Vena pulmonalis. Nach Schimkewitsch.

die um so stärker entwickelt sind, je mehr das Herz vom dorsalen Integument abgerückt und in die Leber versenkt erscheint, wie z. B. bei Araneus (= Epeira).]

Am konstantesten ist außer dem Herzen selbst eine mediane, vordere, gefäßartige Verlängerung desselben, welche auf der Rückenseite bis zum Gehirn verläuft und als Aorta cephalica bezeichnet werden kann. Sie ist vielleicht ein Ueberbleibsel eines ursprünglich langen, schlauchförmig bis in die vordere Körpergegend sich erstreckenden Herzschlauches, an dem die Ostienpaare nicht mehr zur Entwickelung gelangen. Bei Thelyphoniden und Solpugiden erstreckt sich das Rückengefäß in den Cephalothorax und besitzt in diesem cephalothoracalen Teil noch 2 Ostienpaare. Bei allen übrigen Arachnoiden liegt das Herz im Abdomen oder in dem ihm entsprechenden Körperabschnitt.

Scorpioniden (Fig. 29 A). Das gestreckte, schlauchförmige Herz des Skorpions liegt im Praeabdomen. Es ist *8-kammerig* und besitzt *8 Paar seitlicher Spaltöffnungen*. Vom hinteren Ende einer jeden Kammer geht ein Paar seitlicher Arterien ab. (Die einzelnen Kammern scheinen jedoch nur unvollständig voneinander getrennt zu sein, und zwar durch Falten der ventralen Herzwand, welche vor den Mündungen der Seitenarterien in das Lumen des Herzens vorragen und als Klappen jener Gefäße fungieren sollen.) Das Herz setzt sich hinten in eine *Aorta des Postabdomens*, vorn in eine *Aorta cephalica* fort, die den Cephalothorax durchzieht. Aus der hinteren Aorta entspringen einige seitliche Arterienpaare. Unmittelbar vor dem vordersten Ostienpaar, also an der Wurzel der Aorta cephalica, geht jederseits ebenfalls eine Seitenarterie ab. Eine Strecke weiter vorn folgen zwei weitere Seitenarterien, die, nach unten verlaufend, den Schlund umfassen und so einen Schlundring bilden. Aus diesem Schlundring entspringt ein nach hinten verlaufendes medio-ventrales Längsgefäß, welches oberhalb des Bauchmarks liegt und als *Supraneuralgefäß* bezeichnet wird. Die Aorta cephalica entsendet vor der Stelle, wo die beiden Gefäße des Schlundringes aus ihr entspringen, noch zahlreiche Arterien, vornehmlich zu den 6 Extremitätenpaaren. Die letzten Verzweigungen der Arterien öffnen sich in ein Lakunensystem, das durch Lücken zwischen den Organen gebildet wird und die Leibeshöhle darstellt. (Um einzelne dieser Lakunen kann das Bindegewebe Wände bilden, so daß Kanäle zustande kommen, die dann häufig als eigenwandige Gefäße betrachtet und als Venen beschrieben wurden.) In diesem Lakunensystem des Körpers gelangt das Blut schließlich in besonderen Strömen, von denen die des Praeabdomen die Lungen umspülen, wieder in das Pericard und von da in das Herz zurück.

Das Zirkulationssystem des Skorpions zeigt eine weitgehende Aehnlichkeit mit demjenigen der Xiphosuren, die durch das Vorkommen eines Schlundringes und eines medioventralen Längsgefäßes erhöht wird. Doch kommt auch bei zahlreichen Krebsen (Malacostraken) und ebenso bei den Myriapoden ein medio-ventrales Längsgefäß vor. Dasselbe verläuft bei den Crustaceen allerdings subneural, bei den Myriapoden dagegen, besonders typisch bei gewissen Chilopoden, wie beim Skorpion, supraneural. Es steht hier wiederum durch einen Schlundring mit der Aorta in Verbindung.

Das Supraneuralgefäß des Skorpions ist von einer ziemlich umfangreichen *Lymphdrüse* umgeben, die im Abdomen über dem Bauchmark bis zum 3. Ganglion nach hinten sich erstreckt. Aehnliche paarige sogenannte Lymphoiddrüsen finden sich am Vorderende des Abdomens. Sie entstehen als Ausstülpungen des auf der Grenze zwischen Cephalothorax und Abdomen sich findenden, dachförmig nach vorn gewölbten Diaphragmas. Ihr Lumen steht mit der thoracalen Leibeshöhle in Kommunikation.

Bei Thelyphoniden dienen der Phagocytose segmental angeordnete Anhäufungen von Fettkörperzellen, die besonders in der Umgebung des Herzens, sowie in der Region der Lungen anzutreffen sind.

Araneiden (Fig. 29 B, Fig. 30). Nächst den Scorpioniden besitzen, soviel wir wissen, die Araneiden das am reichsten entfaltete Gefäßsystem. Das der Rückenseite des Abdomens entlang verlaufende, ungekammerte Herz ist in ein sackförmiges Pericard eingeschlossen, welches selbst wieder von einem Blutsinus umgeben ist. Das Herz besitzt nur 3

(bei den tetrapneumonen Spinnen 4) Paar Spaltöffnungen, setzt sich vorn in eine Aorta cephalica, hinten in eine Aorta oder Arteria posterior fort und entsendet seitlich mehrere Paare von Arterien, die sich nach mehr oder weniger reicher Verzweigung in das Lakunensystem des Körpers öffnen. Die Arteria posterior öffnet sich in der Nähe des Afters in einen hier gelegenen Blutsinus. Die Aorta cephalica verläuft nach vorn in den Cephalothorax, wo sie sich bald in 2 seitliche Stämme teilt. Diese Thoracalarterien verlaufen am Innenrande der Darmdivertikel und gehen in die Kopfarterien über, deren Zweige besonders die Augen, die Cheliceren und die Giftdrüse mit Blut versorgen. Von den Thoracalarterien gehen nach unten kurze Arterien ab, die jederseits in einer sinusartigen Erweiterung enden. Von diesen Sinussen entspringen 4 bis in die Endglieder der Gangbeine sich erstreckende Extremitätenarterien, deren erste einen Zweig zu den Pedipalpen entsendet. Alle Arterien öffnen sich in Blutlakunen oder Blutsinusse, in die sie ihr Blut ergießen. In diesem in bestimmter Weise angeordneten System von Lakunen und Sinussen durchströmt das Blut den Körper in bestimmten Richtungen. Der größte Teil des Blutes sammelt sich schließlich auf der Bauchseite am vorderen Teile des Abdomens, richtet sich hier nach oben, umfließt dabei die Lungen und tritt dann schließlich wieder in das Pericard ein, von wo aus es vornehmlich durch das vorderste Ostienpaar wieder in das Herz zurückgelangt. Der Blutstrom von den Lungen zum Pericard fließt in einer besonderen Vene, der sogenannten Lungenvene, welche durch eine Fortsetzung der Pericardialwand gebildet wird. Da aber das Pericard selbst nur einen Teil der Leibeshöhle darstellt, so kann man auch diese Vene nicht als ein eigentliches Blutgefäß betrachten, sondern nur als einen schärfer begrenzten kanalartigen Teil der Leibeshöhle oder des allgemeinen Lakunensystems. — Das Gefäßsystem der Spinnen ist anfangs relativ einfach und weist bei der Geburt nur sehr wenige Verzweigungen auf. Bei geschlechtsreifen Individuen (Lycosa, Fig. 31) zeigt das Herz 5 Paar seitlicher Vorsprünge. Die 3 ersten Paare sind von Ostien durchbohrt. Vom 1. Paar dieser Ausbuchtungen gehen die Lungenvenen ab. Das 2. Paar ist ohne abgehende Gefäße. Im Bereiche des 3. Paares finden sich jederseits 3 Gefäße (1 seitliches und 2 ventrale), die sich sämtlich zur Leber begeben und dort verzweigen. Von dem 4. Paare seitlicher Vorsprünge gehen 2 Paar Arterien ab, die gemeinsam mit dem letzten, vom hintersten Vorsprung sich abzweigenden Arterienpaar die Muskulatur, die Leber und andere Organe des Abdomens mit Blut versorgen. — Die tetrapneumonen Spinnen besitzen 2 Paar Lungenvenen, welche wiederum keine echten Gefäße sind, sondern Kanäle, deren Wandungen durch Fortsetzungen des Pericards gebildet werden. Auch weiter hinten zeigt das Pericard noch mehrere solcher Verlängerungen; dieselben sind jedoch ohne Höhlung und dienen als Ligamente zur Befestigung des Herzens am Rückenintegument. Vielleicht dürfen diese Ligamente als obliterierte „Lungenvenen“ betrachtet werden. Das Herz besitzt 4 Paar seitlicher Ausbuchtungen, die von Ostien durchbohrt sind. Gegenüber den 2 vordersten Ostienpaaren münden die Lungenvenen. [Die verminderte Zahl der Ostien bei den Dipneumonen soll dadurch zustande kommen, daß das 2. Ostienpaar (dem das 2. Paar Lungenvenen entspricht) diesen Formen fehlt.] Im Niveau des 3. Ostienpaares der Tetrapneumonen geht an der Unterseite ein Paar großer, sich reich verzweigender Arterien ab. Entsprechend findet sich ein weiteres, aber kleineres Arterienpaar im Be-

reiche des hintersten Ostienpaares. Zwischen diesen Arterien endlich, ebenfalls an der Unterseite, entspringt die zunächst nach der Ventralseite gerichtete große Caudalarterie. Sie verläuft weiterhin über dem Darm nach hinten und teilt sich in 2 Zweige, die mit reichen Verästelungen in der hinteren Abdominalregion sich ausbreiten.

Das Herz der Solpugiden (Galeodes) ist eine zarte Röhre, die vorn in die Aorta cephalica, hinten in eine Arteria posterior übergeht und mit 8 Paar Ostien ausgestattet ist. Von diesen liegen die 2 vordersten Paare im Cephalothorax.

Auch das Herz gewisser Pedipalpen ist durch den Besitz eines cephalothoracalen Abschnittes und einer großen Zahl von Ostien ausgezeichnet. Bei den Thelyphoniden sind 9 Ostienpaare vorhanden, von denen wiederum die 2 vordersten Paare im Cephalothorax liegen. Bei den übrigen Familien der Pedipalpen liegt das Herz ausschließlich im Abdomen. Dasselbe weist bei den Tarantuliden noch 6 Ostienpaare auf. Bei den Tartariden (Trithyreus) sind noch 5, bei den Mikrothelyphoniden (Koenenia) 4 Ostienpaare vorhanden.

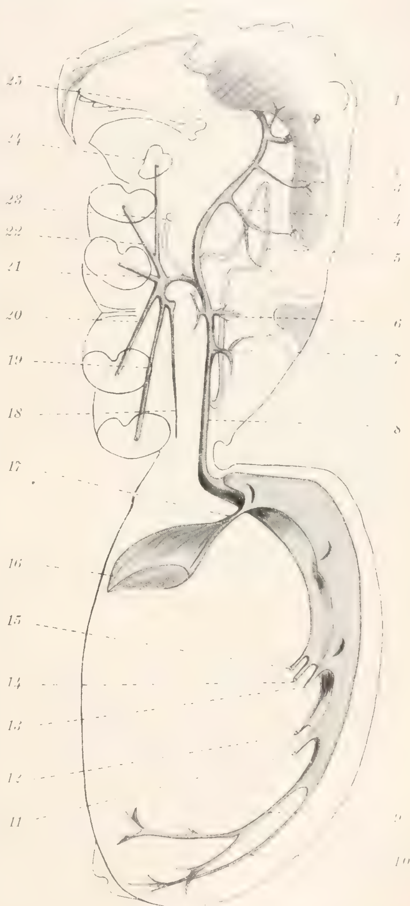


Fig. 31. **Zirkulationssystem von Lycosa caroliniensis W.** Seitenansicht. *1*, *3*, *4* dorsale Zweige der Kopfarterie, *2* Augenarterie, *5* vorderer Blindschlauch des Mitteldarms, *6* dorsale Arterie, *7* dorsale Querarterie, *8* Aorta, *9* Arteria posterior, *10* Aorta recurrens, *11* Arterien des dorsoventralen Muskels im Abdomen, *12* Arterien des 4. Diverticulums, *13*, *14*, *15* Blutgefäße des 3. Divertikels, *16* Lunge, *17* Vena pulmonalis, *18* Arteria recurrens, *19*—*22* Beinarterien, *23* Oesophagus, *24* Palpus, *25* Mandibulararterie. Nach PETRUNKEWITSCH 1911.

Während bei den Phalangiden außer dem Herzen und der Aorta cephalica noch eine kurze Arteria abdominalis vorhanden ist, reduziert sich bei den Pseudoscorpioniden und Acarinen das Gefäßsystem

auf das Herz und die Aorta cephalica. Das Herz selbst, im vorderen Teile des Abdomens gelegen, wird immer kürzer und gedrungener. Die Zahl seiner Ostienpaare verringert sich, bis schließlich (Acarinen und Obisium unter den Pseudoscorpioniden) nur noch ein Ostienpaar vorhanden ist. Wahrscheinlich kommt diese Reduktion dadurch zustande, daß der vordere Teil des Herzens seine Spaltöffnungen verliert, enger wird und sich so der Aorta cephalica anschließt, während sich allein die hintere Herzkammer mit ihrem Ostienpaar als sackförmiges propulsatorisches Organ forterhält.

Das Herz der Pseudoscorpioniden liegt in den 3 oder 4 vorderen Abdominalsegmenten und soll bei Obisium nur 1, bei Chernes aber 3 Ostienpaare besitzen. Das Herz der Phalangiden und Cyphophthalmiden hat 2 Ostienpaare. Unter den Acarinen ist ein Herz nur bei Gamasiden und bei Ixodes (sowie bei Holothyrus, welche Form jedoch wahrscheinlich zu den Gamasiden zu rechnen ist) aufgefunden. Viele andere Acarinen besitzen kein Herz und überhaupt kein gesondertes Blutgefäßsystem. Dasselbe gilt für die Linguatuliden.

VIII. Die Atmungsorgane.

Die Atmungsorgane der Arachnoiden, deren äußere Oeffnungen oder Stigmata zu 1—4 Paaren fast durchweg am Abdomen, stets ventral und meist am vorderen Teile desselben liegen, sind in 2 scharf unterschiedenen Formen ausgebildet, nämlich 1) als Lungen oder Fächertracheen und 2) als Röhrentracheen. Während letztere an die Tracheen der Protracheaten, Myriapoden und Insekten erinnern, werden die sogenannten Lungen (Lungentracheen, Lungensäcke, Blättertracheen) ausschließlich bei den Arachnoiden angetroffen.

a) Die Lungen (Fig. 32 u. 33). Das Stigma führt in einen mit Luft erfüllten Sack, in welchen von der vorderen Wand her zahlreiche Blätter hineinragen, die wie die Blätter eines Buches angeordnet sind. Sie sind aber auch mit ihren Seitenrändern an den Seitenwänden des Sackes befestigt, so daß letzterer mit einer durch zahlreiche Scheidewände in zahlreiche Fächer eingeteilten Briefmappe verglichen werden könnte. Die Wandung des Sackes ist innen von einer Chitincuticula, einer Fortsetzung der äußeren Chitinhaut des Körpers, überzogen, welche sich auch auf die Blätter fortsetzt, so daß diese aus 2 ziemlich dicht aneinander liegenden Lamellen bestehen, welche durch Trabekeln oder Querpfeiler verbunden sind. Zwischen diese beiden Lamellen eines Blattes kann von der Leibeshöhle her Blut eindringen, und so kann durch die Lamellen hindurch der Atmungsprozeß stattfinden.

Die Scorpioniden, Pedipalpen und die tetrapneumonen Araneiden besitzen ausschließlich Fächertracheen oder Lungen. Bei dipneumonen Araneiden kommen Fächer- und Röhrentracheen zugleich vor. [Nur die Familie der Caponiidae besitzt ausschließlich (2 Paar) Röhrentracheen, und zwar handelt es sich beim vorderen Paar um Büscheltracheen, deren einziges Tracheenbüschel am Ende eines kurzen Hauptstammes entspringt, während das hintere Paar in Form verzweigter Röhren ausgebildet ist.]

b) Die Röhrentracheen. Sie treten selbst wieder in 3 verschiedenen Modifikationen auf, zwischen denen aber Uebergänge vorkommen.

Bei der ersten Form von Röhrentracheen fehlt ein gemeinsamer, vom Stigma entspringender Tracheenstamm. Die einzelnen Röhrchen des Tracheenbüschels entspringen direkt vom Stigma. Solche einfache Büscheltracheen finden sich bei gewissen Pseudoscorpioniden (Chelifer, Fig. 34 B). Bei anderen Gattungen (Chernes) entspringen die hinteren Tracheenbüschel vom Ende einer kurzen Röhre. Aehnliche Verhältnisse zeigt das vordere Tracheenpaar der Caponiidae unter den Spinnen (Fig. 35).

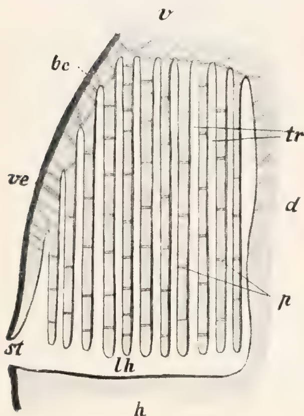


Fig. 32.

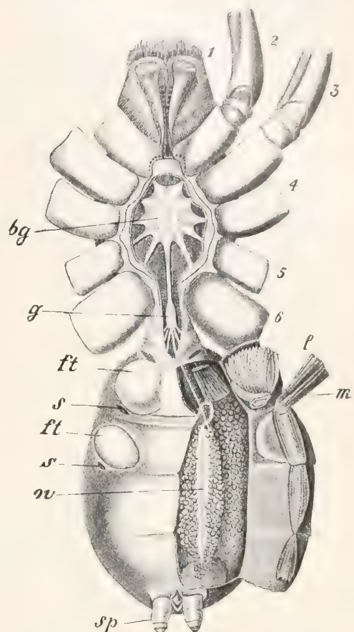


Fig. 33.

Fig. 32. **Längsschnitt durch eine Fächertrachee einer Spinne (Araneide),** schematisiert. *bc* Integument der ventralen Körperwand, *d* dorsale, *h* hintere Seite der Fächertrachee, *lh* Luft- oder Tracheenhöhle, *p* Querpfeiler zwischen den Tracheen, *st* Stigmenspalte, *tr* die Hohlräume der zu Lamellen abgeplatteten Tracheen, *v* vordere, *ve* ventrale Seite der Fächertrachee. Nach MAC LEOD 1884.

Fig. 33. **Mygale,** von der Bauchseite. Die Bauchwand des Cephalothorax wegpräpariert, um das große Brustganglion (*bg*) und das 2. kleine Ganglion an der Basis des Abdomens zu zeigen. Die Bauchwand der linken Abdominalseite auf die Seite gelegt. *1—6* 1.—6. Extremitätenpaar, *2—6* nicht fertig gezeichnet. *bg* Brustganglion, *ft* Fächertracheen, *g* Ganglion, *l* Lamellen der Fächertracheen, *m* ventrale Muskeln des Abdomens, *ov* Ovarium, *s* Stigmen, *sp* Spinnwarzen. (Règne animal.)

Bei einer zweiten Form von Röhrentracheen teilt sich der vom Stigma entspringende Hauptstamm gewöhnlich in 2 Hauptäste. Von jedem dieser Hauptäste gehen in unregelmäßiger Anordnung mehr oder weniger zahlreiche, einzelne, sich nur schwach verzweigende, meist lange und dünne Tracheenästchen ab (manche Araneiden), oder es sitzen an jedem dieser Hauptäste in unregelmäßigen Abständen Büschel langer und feiner, unverästelter Tracheenröhrchen. Bisweilen findet sich nur ein solches Tracheenbüschel, das dann am Ende der

Hauptstämme liegt. Solche Tracheen finden sich bei Cryptostemma (Ricinulei), manchen Araneiden, den Pseudoscorpioniden und bei den meisten derjenigen Acarinen, die überhaupt mit Tracheen ausgestattet sind. Diese zweite Tracheenform, und zwar die zuletzt erwähnte Modifikation, läßt sich ohne weiteres auf einfache Büscheltracheen zurückführen.



A



B

Fig. 34. A **Fächertrachee von Androctonus** (Scorpion), B **zweite Trachee von Chelifer cancroides L.** (Etwas schematisiert.) Nach Schtschelkanowzew 1910.

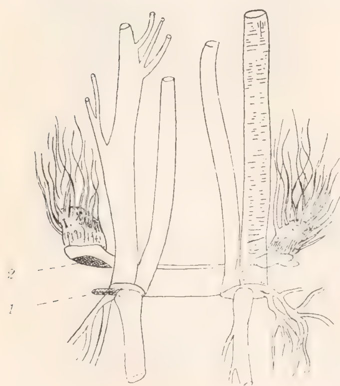


Fig. 35.



Fig. 36.

Fig. 35. **Tracheensystem einer Spinne mit 2 Paar Röhrentracheen, Nops coccineus** E. Sim. *1* Stigma des 2., *2* Stigma des 1. Tracheenpaares.

Fig. 36. **Tracheensystem von Araneus (Epeira) diadematus** Cl. *1* medianer, *2* lateraler Tracheenast, *3* Stigma. Nach Lamy 1902.

Bei der Mehrzahl der mit Tracheen ausgestatteten Araneiden gehen von dem unpaaren Stigma 4 einfache Tracheenröhren ab, die sich nicht

weiter verzweigen und bei manchen Arten stark reduziert erscheinen. Diese 4 Tracheenröhren scheinen aus der Vereinigung der ursprünglich getrennt vorhandenen und je einmal sich verzweigenden 2 Hauptstämme hervorgegangen zu sein. Bei Epeira verschmelzen die 2 medianen Tracheenröhren im proximalen Abschnitt zu einem unpaaren medianen Stamm (Fig. 36).

Bei der dritten Tracheenform ist der vom Stigma entspringende Hauptstamm im Körper baumförmig verästelt. Die einzelnen Tracheenbäume können miteinander durch Anastomosen in Verbindung stehen [Solifugen, Parasitiden (= Gamasiden)]. In der Chitincuticula der Tracheen ist ein Spiralfaden differenziert. Solche baumförmig im Körper verästelte Tracheen finden sich bei den Solpugiden, Phalangiden und Cyphophthalmiden, sowie bei einigen Acarinen [Parasitiden (= Gamasiden), Ixodes].

Was die morphologische Bedeutung der Atmungsorgane, speziell der Lungen der Arachnoiden betrifft, so stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Die eine derselben geht auf LEUCKART (1849) zurück. Nach ihr sind die Lungenbücher der Arachnoidea als modifizierte Tracheenbüschel zu betrachten. Stellt man sich vor, daß an einem Tracheenbüschel, welches sich vermittelst eines kurzen Tracheenstammes durch ein Stigma nach außen öffnet, die einzelnen, dichtstehenden Tracheenröhrchen sich gegenseitig zu hohlen Platten abplatten, und daß diese Hohlplatten sich in einer Reihe anordnen, so hat man eine sogenannte

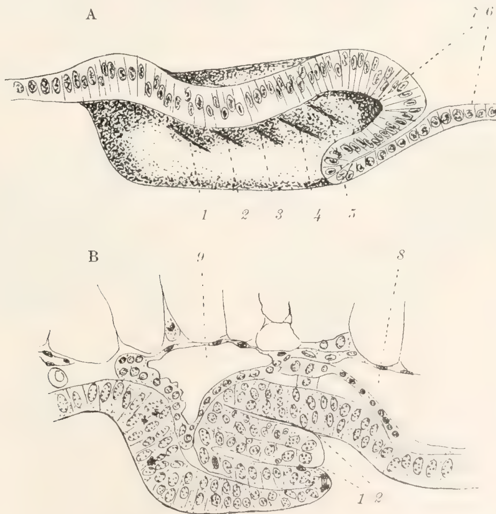


Fig. 37. A **Erste Abdominalgliedmaße eines Embryos von Attus floricola** (von hinten gesehen), **mit 5 wohlentwickelten Lungenfurchen.** *1*—*5* 1.—5. Lungenfurche. B **Längsschnitt durch diese Extremität und Lungenanlage.** *1*—*5* 1.—5. Lungenfurche (in der Reihenfolge der Entstehung), *6* Lungensack, *7* Epidermis, *8* und *9* 8. und 9. Cölomsäckchen. Nach PURCELL 1909.

Fächertrachee oder eine Tracheenlunge vor sich. Die einzelnen, zwischen den Blättern des Atemsackes liegenden, sehr flachen Fächer würden also den Lumina der sehr abgeplatteten Tracheen entsprechen. Bandartig abgeplattete Tracheen kommen in der Tat bei Araneiden vor.

Nach der zweiten, hauptsächlich von den amerikanischen Forschern LANKESTER (1881) und KINGSLEY (1885) näher begründeten Ansicht würden die in den Lungensack hineinragenden Blätter oder Scheidewände den zu einer Art Buch angeordneten Kiemenblättern an den Abdominalfüßen der Xiphosuren (Limulus) entsprechen, die sich ins Innere des Körpers eingesenkt hätten. Es würden also die 4 Paar Lungen des Skorpions Rudimente von Abdominalgliedmaßen, d. h. die Kiemenanhänge derselben darstellen.

In neuerer Zeit ist diese Frage nach dem morphologischen Wert der Arachnoidenlungen von neuem diskutiert worden, doch ohne daß bis jetzt übereinstimmende Resultate erzielt worden wären. Man hat versucht, durch ontogenetische Begründung eine einwandsfreie Lösung des Problems zu finden. Wie schon früher namentlich für den Skorpion festgestellt worden war, zeigen auch bei den neuerdings daraufhin untersuchten verschiedenen Spinnenarten die ersten Lungenanlagen Beziehungen zu den rudimentären, am Abdomen vorübergehend auftretenden Gliedmaßen. An der Rückseite (also dem Körper zugewandt) der betreffenden Extremitäten — bei dipneumonen Spinnen an den Gliedmaßenrudimenten des 2. Abdominalsegmentes — und zwar an der Basis derselben tritt eine sackförmige Einstülpung auf, in deren Bereich das Ektoderm (durch einen im einzelnen verschieden beschriebenen Prozeß) in Falten gelegt wird. Und zwar sollen die zwei ältesten Furchen (Fig. 37, 38 u. 39),

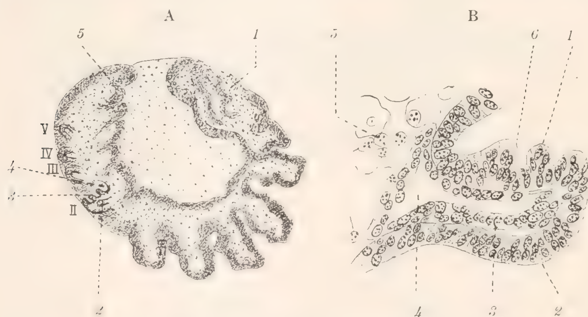


Fig. 38. A: **Totalpräparat eines Lycosa-Embryo** vor der „Umrollung". *1* Kopflappen, *2* Cölom, *3* erste Falte, *4* Ektodermeinsenkung, *5* Schwanzlappen, *II—V* Extremitätenanlagen im 2.—5. Abdominalsegment. B: Längsschnitt durch eine Extremitätenanlage wie in Fig. A. *1* erste Falte, *2* Ektoderm, *3* Mesoderm, *4* Cölom, *5* Dotterzellen, *6* Material für weitere Falten. Nach IVANIC 1912.

die als Vorläufer der Falten auftreten, außerhalb der Einstülpung, also weiter distal an der Extremität sich befinden. Diese Einstülpung wird zum Lungensack, ihre sich im Verlaufe der Entwickelung mehr und mehr verengernde Oeffnung nach außen zum Stigma, die Falten, die beim weiteren Wachstum tief in den Körper eindringen, werden zu den Lamellen der ausgebildeten Lunge. Die Extremität sinkt allmählich ein,

bis sie nicht mehr über die Körperoberfläche hervorragt. Die Falten sind nunmehr von außen nicht mehr sichtbar. Während nun aber zahlreiche Untersuchungen zu ergeben schienen, daß aus diesen primären Falten die definitiven Lungenlamellen hervorgehen, sollen nach den Angaben anderer Untersucher diese primären Falten wieder verschwinden. Sie wären ähnlichen Faltenbildungen gleichzustellen, die auf entsprechenden Embryonalstadien auch an der Unterseite der Thoracalgliedmaßen sich zeigen und hätten mit der Lungenbildung nichts zu tun. Die Lunge soll vielmehr aus einer kompakten Anlage am Grunde einer zur Lungenhöhle sich ausbildenden Einstülpung hervorgehen (Janeck 1909, Montgomery 1909 gegen Purcell 1895 und 1909 u. a.). In diesem Falle könnte die Arachnoidenlunge natürlich nicht mit den lamellösen Querleisten, den Kiemenblättchen, auf der Rückseite der Abdominalfüße von Limulus irgendwie verglichen werden.



Fig. 39. **Längsdurchschnitt durch einen Lycosa-Embryo** unmittelbar nach der Umrollung. **Lungenanlage.** *1* erste Falte, *2—4* 2.—4. Lungenfalte, *5* Luftraum. Nach Ivanic 1912.

Zahl und Lage der Stigmen.

Die Scorpioniden besitzen 4 Paar Lungen oder Fächertracheen und 4 Paar Stigmen, die an der Bauchseite des ursprünglich 4.—7. Abdominalsegmentes liegen (Fig. 6, S. 281). (Das 1. Abdominalsegment wird ontogenetisch früh wieder rückgebildet, das 2. trägt die Geschlechtsöffnung, am 3. gelangen die sogenannten Kämme zur Ausbildung, und das 4. — im erwachsenen Zustande scheinbar 3. — Abdominalsegment ist das 1. Lungensegment.)

Die Pedipalpen haben 2 Paar Fächertracheen mit 2 Paar Stigmen an der Bauchseite des 2. und 3. Abdominalsegmentes.

Die Tartariden (Trithyreus) besitzen 1 Paar Fächertracheen im 2. Abdominalsegment (Genitalsegment).

Den Mikrothelyphoniden (Koenenia) scheinen eigentliche Atmungsorgane zu fehlen. Von den ihnen zukommenden, als „Lungensäcke" beschriebenen, ausstülpbaren Ventralsäckchen war schon oben die Rede (S. 285).

Unter den Araneiden verhalten sich die Tetrapneumonen und die Dipneumonen verschieden. Die Tetrapneumonen (Araneae teraphosae) besitzen 2 Paar „Lungen" (oder Fächertracheen) und 2 Stigmenpaare (Fig. 33), welche an der Bauchseite der Basis des Hinterleibes liegen und dem 2. und 3. Abdominalsegment angehören. Die Dipneumonen (Araneae verae) haben nur ein Paar Fächertracheen, das am 2. Abdominalsegment liegt und wahrscheinlich dem 1. Paar der Tetrapneumonen ent-

spricht. Außerdem besitzen sie — wohl als Aequivalent des 2. Fächertracheenpaares der Tetrapneumonen — Röhrentracheen, die gewöhnlich durch ein unpaares, die Form einer Querspalte besitzendes und am Abdomen weit nach hinten gerücktes Stigma ausmünden. Dieses unpaare Stigma entspricht einem verschmolzenen, nach hinten verlagerten Stigmenpaar. Dafür spricht einerseits die Tatsache, daß bei verschiedenen Araneiden (Dysderidae, Caponiidae, Argyroneta) zwei getrennte, weiter vorn (hinter dem 1. Stigmenpaar) liegende Stigmen vorkommen, sowie andererseits der Umstand, daß in einzelnen Fällen (Dictyna) die in dem unpaaren Stigma ausmündenden Tracheenstämme eine deutliche Duplizität erkennen lassen. Bei Attus werden ontogenetisch zwei Stigmen angelegt, die im Verlaufe der Entwickelung verschmelzen. Die Verlagerung des Stigmas nach hinten zeigt die Entwickelungsgeschichte gewisser Spinnen (Theridium). Das 3. Abdominalsegment nimmt hier im Verlaufe der Ontogenese einen immer größeren Teil der Bauchfläche ein, wodurch die an seinem hinteren Rande befindlichen Tracheenanlagen (samt den Spinnwarzenanlagen im 4. und 5. Segment) weit nach hinten verlagert werden. Vergleichend-anatomisch läßt sich die Verschiebung des Stigmas nach hinten an einer kleinen Gruppe (Anyphaeneae) von Spinnen demonstrieren, deren einzelne Genera alle Stadien der Verlagerung des Stigmas zeigen. Sogar einzelne Arten desselben Genus können mit Bezug auf die Lage des Stigmas variieren.

Die Solpugiden besitzen baumförmig verästelte Röhrentracheen, die mit 3 Paar Stigmen ausmünden, von denen das 1. am 1. der 3 freien Thoracalsegmente, das 2. und 3. am 2. und 3. Abdominalsegment liegt. (Bei der Gattung Galeodes soll außerdem ein unpaares, am 4. Abdominalsegment liegendes, rudimentäres Stigma vorhanden sein.) Die Lage des 1. Stigmenpaares an der „Brust“ verdient besonders hervorgehoben zu werden.

Bei den Pseudoscorpioniden finden sich für die hier vorhandenen Röhrentracheen 2 Paar Stigmen, die am 2. und 3. Abdominalsegment liegen. Bei Cheiridium findet sich nur ein Stigmenpaar, das vielleicht durch Verschmelzung der 2 Stigmenpaare der übrigen Pseudoskorpioniden entstanden ist.

Die baumförmig verästelten Tracheen der Phalangiden (Opiliones) münden durch ein Paar Stigmata nach außen, welche ventral an dem vorderen Ende des sich mit seiner ganzen Breite eng an den Cephalothorax anschließenden Hinterleibes liegen. (Die Hüftglieder des letzten Beinpaares sind mit dem 1. Abdominalsegment zu einer chitinigen Platte verschmolzen, welche die Stigmen trägt, entweder frei zutage tretend, oder verborgen in einer Furche zwischen Coxa und 1. Abdominalsegment.) Bei gewissen Phalangiden (Palpatores) kommen außerdem an der Tibia der Gangbeine je 2 (also insgesamt 16) sogenannte „akzessorische Stigmen“ vor. Von denselben führen kurze Verbindungsröhren zu den Beintracheen. Ihre morphologische Bedeutung ist unbekannt. Sie legen sich erst postembryonal an. (Da sie auch bei kurzbeinigen Formen vorkommen, ist auch ihr physiologischer Wert zunächst nicht verständlich.)

Die Sironiden = Cyphophthalmiden besitzen wie die Opiliones überhaupt verzweigte Tracheen, deren Stigmenpaar stets deutlich wahrzunehmen ist. Es befindet sich am 2. (scheinbar 1.) Abdominalsegment.

Die nach dem büschelförmigen Typus gebauten Röhrentracheen der Ricinulei (Cryptostemma) münden durch ein Stigmenpaar nach außen,

das am Cephalothorax (an der Basis des 3. Gangbeinpaares) gelegen ist.

Bei vielen, hauptsächlich den parasitisch lebenden Acarinen und den Meeresmilben fehlen Tracheen. Wo sie vorhanden sind, münden sie durch ein Stigmenpaar nach außen, welches auffallenderweise eine sehr verschiedene Lage haben kann. Meistens liegt es in der Nähe des Coxalgliedes des letzten Extremitätenpaares, oft aber auch weiter vorn. Bisweilen liegt es auf der Rückenseite, hie und da über der Basis der Cheliceren. Bei Hydrachniden geht von den dorsal gelegenen Stigmen jederseits ein Luftgang ab, der in eine starkwandige chitinige Luftkammer führt. Aus derselben nimmt der Hauptstamm der sich reich verästelnden Tracheen seinen Ursprung. (Die Funktionsfähigkeit dieses Respirationssystems scheint jedoch verloren gegangen zu sein. Die Wand der Luftkammer soll nämlich gegen den Tracheenstamm hin völlig geschlossen sein. Auch leben viele Milben am Boden der Gewässer und kommen nie an die Oberfläche. Wahrscheinlich findet bei diesen Formen Hautatmung statt.) Bei der Milbengattung Holothyrus sind 2 Stigmenpaare vorhanden. Vom vorderen Paar gehen unter Einschaltung eines geräumigen Vestibulums eine Anzahl Tracheenstämme ab. Anastomosenbildung findet nicht statt. Das hintere Stigmenpaar führt in ein umfangreiches „Luftorgan" (Thon 1905) unbekannter Funktion, das zum Teil mesodermalen Ursprungs zu sein scheint. Bei einigen Acarinen hat man mit Oeffnungen der äußeren Chitinhaut in Verbindung stehende kurze Röhren oder Taschen als Rudimente von Tracheen gedeutet. Dieselben sind jedoch nach neueren Untersuchungen als Hautdrüsen zu betrachten, die in Poren an der Basis der Borsten ausmünden.

Die Linguatuliden sind tracheenlos.

Ein Ueberblick über die Lage der Atmungsorgane und ihrer Mündungen bei den verschiedenen Abteilungen der Arachnoidea zeigt uns, daß nicht nur mehrere Abdominalsegmente Stigmen besitzen, sondern daß solche auch, wie das Beispiel der Solifugen und von Cryptostemma zeigt, am Thorax vorkommen können. (Die vorderständige Lage der Stigmen bei gewissen Acarinen dürfen wir wohl kaum verwerten, da die Acarinen eine sehr einseitig entwickelte Arachnoidengruppe darstellen, welche sich offenbar, abgesehen von den Linguatuliden, am weitesten von den ursprünglichen Verhältnissen entfernt.)

Unter der Voraussetzung, daß Fächertracheen (Lungen) sowohl als Röhrentracheen auf eine gemeinsame Grundform sich zurückführen lassen, dürften wir deshalb zu der Annahme berechtigt sein, daß die uns unbekannte Stammform der Arachnoidea eine größere Anzahl von Stigmen und dazugehörigen Atmungsorganen besaß, als irgendeine heute lebende Arachnoidenform.

IX. Geschlechtsorgane.

Alle Arachnoiden sind getrennt-geschlechtlich. Die Geschlechtsorgane liegen im Abdomen. Hoden und Ovarien sind entweder in einem Paar vorhanden oder unpaar in der Einzahl. Der paarige Zustand dürfte der ursprünglichere sein. Die Ovarien treten bei sehr vielen Arachnoiden als Schläuche auf, die mit kugeligen Beeren oder Bläschen besetzt sind und so ein traubiges Aussehen gewinnen. Die Eier entstehen nur in den Bläschen, die man als Eifollikel bezeichnen kann und gelangen von hier aus in den Ovarialschlauch, der nur als Fortleitungsrohr dient.

Mit sehr seltenen Ausnahmen sind die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane paarig. An ihrem Endabschnitt vereinigen sie sich und münden durch eine unpaare, ventrale Geschlechtsöffnung am Vorderende des Abdomens nach außen. Mit dem Endabschnitt der Ausführungsgänge stehen meist akzessorische Apparate: Receptacula seminis, Vesiculae seminales, Drüsen, männliche und weibliche Begattungsorgane, in Verbindung.

Die paarigen äußeren Genitalanhänge dürfen vielleicht als „Gonopoden", d. h. als Reste von Extremitäten (des Geschlechtssegmentes) aufgefaßt werden. In anderen Fällen handelt es sich einfach um Faltenbildungen des Exoskelettes (Gonapophysen). Beide Bildungen können gleichzeitig vorhanden sein (z. B. Tarantuliden, s. Börner 1906).

Im einzelnen ist der anatomische Bau der Geschlechtsapparate bei den verschiedenen Arachnoiden recht verschieden. Die hier folgende Uebersicht ist unvollständig und berücksichtigt nur genauer untersuchte Geschlechtsapparate.

Skorpioniden. Weiblicher Apparat (Fig. 40 A). Drei mit rundlichen Ovarialfollikeln besetzte Längsröhren liegen im Praeabdomen. Die eine Röhre verläuft median, die beiden anderen Röhren seitlich. Die mediane steht mit den lateralen durch 5 transversale, ebenfalls mit

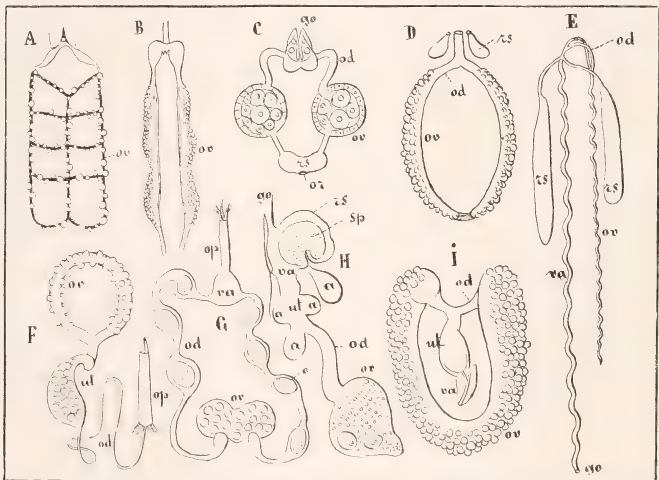


Fig. 40. **Weiblicher Geschlechtsapparat verschiedener Arachnoiden.** Die Figuren sind meist etwas schematisiert. **A Scorpio occitanus** (nach Blanchard), **B Galeodes barbarus** (nach Dufour), **C Trichodactylus anonymus** (Milbe), weibliche Geschlechtsorgane der Nymphe (nach Nalepa), **D ein Araneide, E Pentastoma taenioides** (nach Leuckart), **F Phalangium opilio** (nach Gegenbaur), **G Cepheus tegeocranus**, Milbenfamilie der Oribatidae (nach Michael), **H Gamasus crassipes** (nach Winkler), **I Trombidium fuliginosum** (nach Henking). *a* Anhangsdrüsen, *go* Geschlechtsöffnung, *od* Ovidukt, *op* Ovipositor (Legeröhre), *or* äußere Mündung des Receptaculum seminis (in Fig. **C**), *rs* Receptaculum seminis, *va* Vagina (bei **E** zugleich Uterus).

Ovarialfollikeln besetzte Anastomosen in Verbindung, so daß der ganze Ovarialteil des Geschlechtsapparates ein aus 8 Maschen bestehendes Geflecht darstellt. Aus dem Vorderende dieses letzteren entspringt jederseits ein Ovidukt, der sofort zu einem länglichen Schlauche (Receptaculum seminis? Vagina?) anschwillt. Beide Schläuche konvergieren gegen die ventrale Mittellinie, wo sie am scheinbar ersten — wie die Entwickelungsgeschichte zeigt —, in Wirklichkeit zweiten Abdominalringe, vor den Kämmen, mit einer von zwei Klappen (Genitalopercula) bedeckten Oeffnung nach außen münden. Die Skorpioniden sind lebendig gebärend. Die Embryonen entwickeln sich in den als Uteri fungierenden Ovarialröhren. Bei Scorpio fulvipes sind die Eifollikel gestielt und am distalen Ende mit einem gewundenen Anhang versehen, der als Nährorgan für die aus dotterarmen Eiern sich entwickelnden Embryonen von Bedeutung ist. Die Entwickelung des Embryo geht bei dieser Art im Ovarialfollikel vor sich; erst das geburtsreife Tier tritt in die Ovarialröhre über.

Männlicher Apparat (Fig. 41 A). Die röhrenförmigen Hoden sind deutlich paarig. Jederseits finden sich zwei Hodenröhren, die miteinander durch Anastomosen verbunden sind. Beide Längsröhren vereinigen sich nach vorn zu einem Samenleiter, welcher, mit dem der

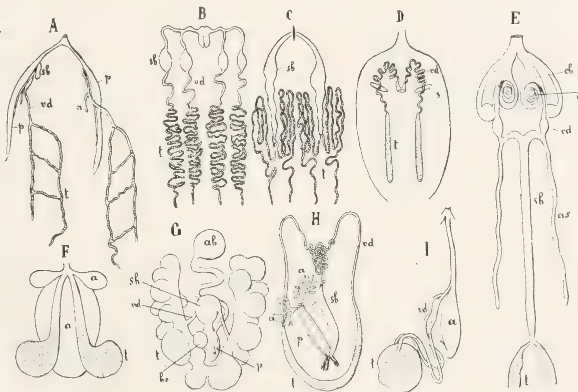


Fig. 41. **Männlicher Geschlechtsapparat verschiedener Arachnoiden.** Die Figuren sind meist etwas schematisiert. **A Scorpio occitanus** (nach BLANCHARD), **B Galeodes barbarus, C Galeodes nigripalpis** (nach DUFOUR), **D Philoica domestica,** Araneide (nach BERTKAU), **E Pentastoma taenioides,** nur das vorderste Ende der Hoden gezeichnet (nach LEUCKART), **F Uropoda,** Milbe (nach WINKLER), **G Trombidium fuliginosum,** Milbe (nach HENKING), **H Phalangium opilio** (nach KROHN), **I Gamasus crassipes,** Milbe (nach WINKLER). Ueberall haben die Buchstaben folgende Bedeutung: *a* Anhangsdrüsen, *ab* Anhangsblase, *as* Anhangsschläuche, *be* Bursa expulsatoria, *c* Cirrus, *cb* Cirrustasche, *p* Penis, *sb* Samenblase, *t* Hoden, *vd* Vasa deferentia = Samenleiter.

anderen Seite vereinigt, an derselben Stelle nach außen mündet, wo beim Weibchen die weibliche Geschlechtsöffnung liegt. Mit dem letzten Abschnitt der Leitungswege stehen paarige akzessorische Organe: Begattungsorgane, Samenblasen und Drüsen, in Verbindung.

Pseudoskorpioniden. Das Ovarium ist ein unpaarer, mit Eifollikeln besetzter Schlauch, der sich in 2 Ovidukte fortsetzt, die in eine kurze Vagina einmünden. Mit der Vagina stehen zahlreiche einzellige Drüsen und zwei lange, geknäuelte, schlauchförmige Drüsen in Zusammenhang.

Die Hoden erinnern bei Chernes und Obisium in ihrer Gestalt an diejenigen der Skorpioniden. Bei Chelifer hingegen findet sich ein einfacher medianer Hodenschlauch. Ueberall sind 2 Samenleiter vorhanden, die in einen gemeinsamen Begattungsapparat einmünden, mit welchem ähnliche Drüsen in Verbindung stehen wie beim Weibchen. Die unpaare Geschlechtsöffnung liegt in beiden Geschlechtern ventral an der Grenze des 2. und 3. Abdominalsegmentes.

Solpugiden. Der weibliche Geschlechtsapparat (Fig. 40 B) besteht aus zwei langgestreckten, im Abdomen gelegenen Ovarialschläuchen, die an ihrem Außenrande mit zahlreichen Eifollikeln besetzt sind. Aus jedem Ovarium entspringt ein Eileiter. Beide Eileiter vereinigen sich, indem sie an ihrem Ende anschwellen, miteinander, um durch die äußere Geschlechtsöffnung, einer Längsspalte an der Bauchseite des 2. Abdominalsegmentes, nach außen zu münden.

Männlicher Apparat (Fig. 41 B u. C). Im Abdomen liegen jederseits zwei dünne und außerordentlich lange, gewundene, voneinander vollständig gesonderte Hodenröhren. Diese Hodenröhren setzen sich in Samenleiter fort. Die beiden Samenleiter einer Seite vereinigen sich nach kürzerem oder längerem Verlaufe zu einem Ausführungsgang, der, mit dem der anderen Seite vereinigt, in einer gemeinsamen äußeren Geschlechtsöffnung ventral am 2. Abdominalsegment nach außen mündet. Die Leitungswege zeigen entweder 4 oder 2 als Samenblasen gedeutete Erweiterungen, welche im ersten Falle im Verlaufe der 4 Samenleiter, im letzteren im Verlaufe der beiden gemeinsamen Ausführungsgänge liegen.

Bei den Pedipalpen sind Ovarien und Hoden paarig, mit paarigen Ausführungsgängen und gemeinsamer unpaarer Geschlechtsöffnung auf der Bauchseite des 2. Abdominalsegmentes. Die Ovarien stellen meist dorso-ventral abgeplattete, an der Ventralseite mit Eifollikeln besetzte Schläuche dar. Die von ihnen abgehenden Ovidukte münden in einen gemeinsamen, geräumigen, als „Uterus“ bezeichneten Endabschnitt. An der Einmündungsstelle können sackartige Anhänge vorhanden sein, die als Receptacula seminis gedeutet werden. Der distale, mit Chitin ausgekleidete Teil des Endabschnittes wird als Vagina bezeichnet.

Im männlichen Geschlecht erweitern sich die Ausführungsgänge (Vasa deferentia) der ebenfalls schlauchförmigen Hoden vor ihrer Einmündung in den gemeinsamen Endabschnitt zu Samenbehältern, die mit je zwei Anhangsschläuchen („Dorsalschläuche“) ausgestattet sind, die bei manchen Gattungen durch Anastomosenbildung ein Netzwerk darstellen. In den distalen, der Vagina entsprechenden Teil des unpaaren Endabschnittes münden zwei dickwandige, große Samenblasen (Vesiculae seminales).

Bei den Mikrothelyphoniden (Koenenia) ist das Ovarium meist unpaar, das blinde Ende desselben kann paarig sein; in einzelnen Fällen wurden zwei getrennte, nebeneinander verlaufende Ovarialschläuche beobachtet. Die stets paarigen Eileiter vereinigen sich zu einem paarigen Endabschnitt, in dessen als Vagina zu bezeichnenden distalen Teil ein

Paar akzessorischer Drüsen einmündet. Die Geschlechtsöffnung befindet sich auf der Ventralseite des 2. Abdominalsegmentes.

Aehnliche Verhältnisse zeigt der noch wenig untersuchte (von Koenenia mirabilis ist das Männchen unbekannt) männliche Geschlechtsapparat. Die stets paarigen Hoden gehen in ein Paar Samenleiter über, die vor der Einmündung in den gemeinsamen Endabschnitt zu großen Samenblasen anschwellen. Letztere dürften den Samenbehältern der Pedipalpen entsprechen.

Der Geschlechtsapparat der Tartariden ist nur im weiblichen Geschlecht untersucht und zeigt bei Trithyreus (Börner 1906) ein unpaares Ovarium, das in paarige Eileiter übergeht. Letztere vereinigen sich wiederum zu einem unpaaren Endabschnitt, der ohne Einschnürung in die von Chitin ausgekleidete Vagina übergeht. In letztere münden 2 Paar Receptacula seminis.

Araneiden. Weiblicher Apparat (Fig. 40 D). Es finden sich im Hinterleib zwei weite Schläuche, die mit zahlreichen Eifollikeln besetzt sind und deshalb ein traubiges Aussehen darbieten. Hie und da verschmelzen die freien Enden der Ovarien so, daß ein unpaares, ringförmiges Ovarium zustande kommt. Ueberall finden sich zwei kurze Eileiter, die sich zu einem kurzen Endabschnitt (Vagina) vereinigen, welche durch die unpaare mediane Geschlechtsöffnung an der Basis des Abdomens, auf der Bauchseite, zwischen oder etwas hinter dem ersten Stigmenpaar liegt. Alle weiblichen Araneiden besitzen Samentaschen (Receptacula seminis). Es findet sich entweder eine Samentasche oder zwei seitliche Samentaschen, seltener drei (eine mediane und zwei seitliche) oder eine größere Zahl. Diese Samentaschen, in welche bei der Begattung das Sperma eingeführt wird, sind bei sehr vielen Spinnen von dem Geschlechtsapparat völlig gesondert, mit besonderen, in unmittelbarer Nähe der weiblichen Geschlechtsöffnung gelegenen äußeren Mündungen (Fig. 42 und 43). Bei anderen treten sie als Anhangsorgane der Vagina auf. Bei Epeira, Theridium u. a. besitzt jede der beiden Samentaschen zwei Oeffnungen, eine äußere, auf der Genitalplatte, in der Nähe der Geschlechtsöffnung gelegene und eine innere, welche in die Vagina mündet.

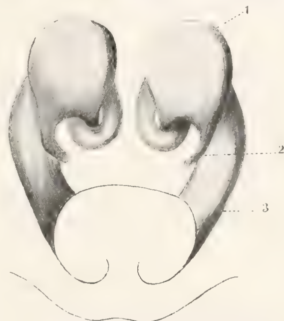


Fig. 42. **Kopulationsapparat von Theridium tepidariorum,** von hinten gesehen. *1* Receptaculum seminis, *2* Befruchtungskanal, *3* Einführungsgänge. Nach Engelhardt 1910.

Männlicher Apparat (Fig. 41 D). Zwei Hoden liegen als lange Schläuche im Abdomen und setzen sich in zwei lange, dünne, oft vielfach gewundene Samenleiter fort, die vermittelst eines kurzen, weiten, gemeinsamen Ausführungsganges an der zwischen den beiden vorderen Stigmen gelegenen männlichen Geschlechtsöffnung ausmünden. Der Uebergang der Hoden in die Samenleiter erfolgt oft ganz allmählich, so daß man oft nicht sagen kann, wo die ersteren aufhören und die letzteren anfangen. Bisweilen sind die blinden Enden der beiden Hoden durch Bindegewebe äußerlich verbunden.

Es fehlt am Geschlechtsapparat der Araneiden ein besonderes Begattungsorgan. Als solches fungiert der Kiefertaster des Männchens, dessen Endglied (Fig. 44) in eigentümlicher Weise umgestaltet ist. Die Innenseite dieses Endgliedes trägt einen Auswuchs, in welchem ein spiralig aufgerollter Kanal bis an die röhrenförmig ausgezogene Spitze

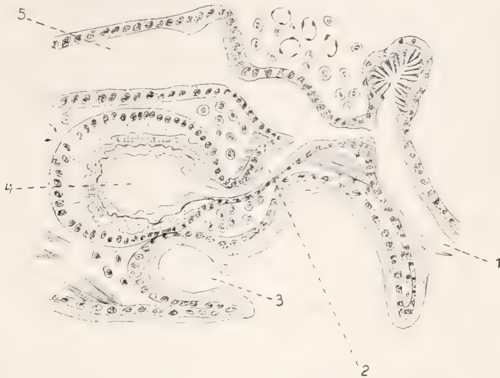


Fig. 43. **Längsschnitt durch den Kopulationsapparat von Theridium tepidariorum.** (Die Verbindung zwischen Einführungsgang und Receptaculum seminis ist im Schnitt nicht getroffen.) *1* Vagina, *2* Befruchtungskanal, *3* Einführungsgang, *4* Receptaculum seminis, *5* Uterus internus. Nach ENGELHARDT 1910.

verläuft und hier ausmündet. Dieser Kanal wird von dem Männchen mit aus der Geschlechtsöffnung austretendem Sperma gefüllt. Bei der nachfolgenden Begattung wird die Spitze des Auswuchses des Kiefertasters in das Receptaculum seminis des Weibchens eingeführt und der Samen aus dem Spiralkanal in das Receptaculum entleert.

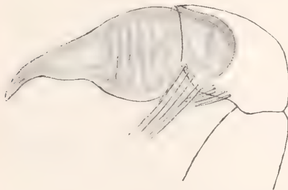


Fig. 44. **Letztes Tasterglied von Filistata testacea** LATR. Nach BERTKAU 1882.

Phalangiden (Fig. 40 F, Fig. 41 H). Hier ist sowohl Ovarium als Hoden unpaar. Jede Keimdrüse stellt einen halbkreisförmigen Schlauch dar, der wohl, nach Analogie der bei den Araneiden bekannten Verhältnisse, als durch die Verschmelzung der beiden blinden Enden ursprünglich paariger Keimdrüsen entstanden zu betrachten ist. Der Ovarialschlauch ist an seiner Oberfläche mit Eifollikeln besetzt. Die beiden Enden der Keimdrüse setzen sich in zwei Leitungswege fort (Samenleiter beim Männchen, Eileiter beim Weibchen), und diese vereinigen sich zu einem gemeinsamen Ausführungsgang, welcher in einen Begattungsapparat eintritt. Dieser stellt beim Männchen einen stabförmigen Penis, beim Weibchen eine lange, zylindrische Legeröhre dar. Sowohl Penis als Legeröhre sind in besondere Scheiden eingeschlossen; Penis und Legeröhre können mitsamt ihren Scheiden vorgestreckt und

ausgestülpt werden. Die beiden Samenleiter sind kurz vor ihrem Eintritt in den Ausführungsgang knäuelartig verschlungen. Bevor der Ausführungsgang in den Penis eintritt, wird seine Wand stark muskulös. Dieser muskulöse Teil des Ausführungsganges dient offenbar als propulsatorisches Organ, dazu bestimmt, den Samen aus dem Penis herauszubefördern. In das Ende der Penisscheide mündet ein Paar akzessorischer Drüsen.

Beim Weibchen zerfällt der gemeinsame Ausführungsgang in zwei Abschnitte, einen proximalen, erweiterten, zur Zeit der Reife mit Eiern gefüllten Uterus und einen engeren und längeren distalen, den man wohl auch als Vagina bezeichnet und der sich in die Legeröhre fortsetzt. Die Vagina besitzt 2 Seitentaschen, die als Receptacula seminis gedeutet werden. Akzessorische Drüsen münden in das Ende der Scheide der Legeröhre.

Die Geschlechtsöffnung liegt bei beiden Geschlechtern ventral, an der Grenze von Kopfbrust und Hinterleib.

Es kommt nicht selten vor, daß sich bei Phalangidenmännchen an der Oberfläche der Hoden Eier entwickeln, welche aber offenbar nicht nach außen gelangen, sondern zugrunde gehen.

Auch bei den Cyphophthalmiden liegt die Geschlechtsöffnung ventral an der Basis des Hinterleibes. Das Männchen besitzt einen langen Penis, das Weibchen eine lange Legeröhre.

Acarinen (Fig. 40 C, G, H, I, Fig. 41 F, G, I). Hier herrscht eine große Mannigfaltigkeit im Bau der Geschlechtsorgane. Zwei extreme Fälle sind folgende. In dem ersten sind 2 getrennte, symmetrisch gelegene Keimdrüsen und 2 getrennte Ausführungsgänge vorhanden, die durch einen gemeinsamen, unpaaren Begattungsapparat nach außen münden. Hierin erblicken wir ein ursprüngliches Verhalten. Das andere Extrem ist selten. Wir finden es bei den Weibchen gewisser Gamasiden und Bdelliden, wo ein einziges unpaares Ovarium sich in einen einzigen unpaaren Ausführungsgang fortsetzt, welcher durch den Begattungsapparat ausmündet. Uebergänge zwischen diesen Extremen finden wir bei sehr zahlreichen Milben. Die beiden Keimdrüsen verschmelzen in verschiedener Weise zu einer einzigen, die bisweilen noch die ursprüngliche Duplizität erkennen läßt. Die Leitungswege aber bleiben in größerer oder geringerer Ausdehnung getrennt. Mit den Leitungswegen stehen häufig akzessorische Organe, Drüsen, Receptacula seminis usw. in Verbindung. Der unpaare Endabschnitt der Leitungswege führt fast überall zu einem äußeren Geschlechtsapparat, der beim Männchen als Penis bezeichnet wird, beim Weibchen als Legeröhre entwickelt sein kann. Bei manchen Parasitiden- (= Gamasiden-)Arten wird um das austretende Sperma mittels des Sekretes einer unpaaren akzessorischen Drüse eine Hülle gebildet, so daß eine mehr oder weniger schlauchförmige Samenkapsel, eine Art Spermatophor zustande kommt. Dasselbe wird vom Männchen mit den Cheliceren erfaßt und mit dem einen Ende in die weibliche Oeffnung eingeführt, woselbst durch Platzen der Hülle die Entleerung stattfindet. Oft finden sich in der Umgebung der Geschlechtsöffnung Einrichtungen, z. B. Saugnäpfe, die als Hilfsorgane bei der Begattung eine Rolle spielen. Die Geschlechtsorgane sind in ihrer Lage durchaus nicht auf den hinteren Körperteil beschränkt, sondern es gibt sich auch darin, daß sie oft weit nach vorne verlaufen, die starke Konzentration des gesamten Körpers, die Verwischung der Grenze zwischen Cephalothorax und Abdomen kund. Auch die Geschlechtsöffnung ist oft weit nach vorn, in einigen Fällen

bis zwischen das vorderste Beinpaar verlagert. Lehrreich ist eine bei Tyroglyphen (Trichodactylus anonymus) gemachte Beobachtung, nach welcher die beim erwachsenen Weibchen zwischen dem 2. Beinpaar gelegene Geschlechtsöffnung im letzten Larvenstadium (vor der letzten Häutung) noch zwischen dem letzten Fußpaar gelegen ist. Diese Beobachtung wirft auch Licht auf die vorderständige Lage der Stigmen bei manchen Milben, die als durch Verschiebung entstanden zu deuten sein dürfte.

Aehnlich wie bei den Araneiden kommen auch bei gewissen Milben im weiblichen Geschlecht getrennt vom übrigen Geschlechtsapparat ausmündende Receptacula seminis vor. So besitzt Trichodactylus ein Receptaculum am hinteren Körperende, welches durch eine postanale Oeffnung nach außen mündet. Das Receptaculum steht durch 2 kurze Röhren mit den beiden Ovarien in Verbindung. Bei manchen Parasitiden (= Gamasiden) stellt das Receptaculum einen komplizierten Apparat dar, der einerseits mit dem Ovarium in Verbindung steht, andererseits durch paarige, spiralige Verdickungen aufweisende Ausführungsgänge an der Basis des 3. Beinpaares ausmündet. Diese und die bei Epeira und anderen Spinnen bestehenden Verhältnisse erinnern einigermaßen an die bekannten Verhältnisse bei Trematoden und Cestoden, wo der weibliche Geschlechtsapparat außer durch die gewöhnliche Geschlechtsöffnung noch durch den Laurerschen Gang mit der Außenwelt kommuniziert. Bei Trichodactylus entsteht das Receptaculum für sich durch eine Hauteinstülpung, die sich erst sekundär mit den Ovarien in Verbindung setzt.

Einige Acarinen sind lebendig-gebärend, andere ovovivipar, d. h. es entwickeln sich die Eier schon im mütterlichen Körper eine Strecke weit, so daß bald nach der Eiablage das Junge ausschlüpft. Die meisten Acarinen jedoch sind ovipar. Die Eier oder die Embryonen sammeln sich oft in größerer Anzahl in den erweiterten Eileitern, die dann als Uteri fungieren.

Linguatuliden. Weiblicher Apparat (Fig. 10 B, 40 E, 45). Das Ovarium ist ein langer, unpaarer, mit Eifollikeln besetzter, den

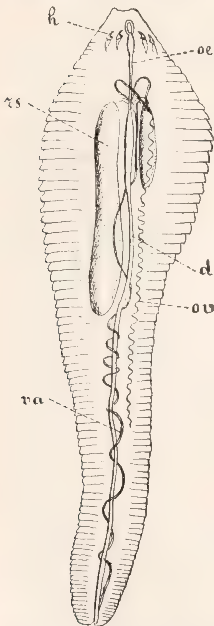


Fig. 45. **Weibchen von Pentastomum taenioides zur Zeit der Begattung, mit den Eingeweiden.** *d* Darm, *h* Haken, *oe* Oesophagus, *ov* Ovarien, *rs* Receptaculum seminis, das eine ist noch leer, *va* Vagina. Nach Leuckart 1860.

Körper oberhalb des Darmes der Länge nach durchziehender Schlauch. Er setzt sich vorn in 2 Ovidukte fort, welche, den Oesophagus umfassend, unter demselben in das Vorderende der unpaaren Vagina einmünden. Diese dient zugleich als Uterus, indem in ihr die erste Embryonalentwickelung der Eier stattfindet. Die Vagina ist ein außerordentlich langes, oft mit mehreren hunderttausend Eiern und Embryonen

erfülltes, in vielfachen Windungen den Darm bis hinten begleitendes Rohr, welches durch die in unmittelbarer Nähe des Afters gelegene weibliche Geschlechtsöffnung nach außen mündet. In das vorderste Ende der Scheide, nahe der Stelle, wo die Eileiter in sie eintreten, münden die Ausführungsgänge von 2 Samentaschen (Receptacula seminis), die bei Linguatula (= Pentastomum) taenioides als langgestreckte Schläuche zu beiden Seiten des Mitteldarmes liegen.

Männlicher Apparat (Fig. 11 A, 41 E). Der Hode ist ein bald paariger, bald unpaarer Schlauch, der eine ähnliche Lage hat wie das Ovarium. Der oder die Hoden setzen sich vorn in einen paarigen oder unpaaren ausführenden Abschnitt fort, welcher als Samenblase gedeutet wurde. Die unpaare Samenblase von Linguatula (= Pentastomum) taenioides teilt sich vorn in 2 Kanäle, die Samenleiter, welche den Oesophagus umfassen. Jeder Samenleiter endigt in einem männlichen Begattungsorgan. Die für beide Begattungsorgane gemeinsame männliche Geschlechtsöffnung liegt — im Gegensatz zur weiblichen — im vorderen Körperteile, hinter dem 2. Hakenpaar. Den Samentaschen des Weibchens entsprechend finden sich beim Männchen zwei nach hinten verlaufende Blindschläuche, wahrscheinlich Organe zur Propulsation des Samens, welche in die beiden Samenleiter münden. Das Ende eines jeden Samenleiters tritt in einen sehr langen, im Ruhezustande in einer besonderen Tasche aufgerollten, chitinigen Cirrus ein.

X. Ontogenie.

Aus der Ontogenie der Arachnoidea seien nur einige wenige Tatsachen hervorgehoben, und zwar vornehmlich solche, welche für die vergleichende Anatomie von besonderer Bedeutung sind.

1. Die Furchung scheint im allgemeinen nach dem Furchungstypus centro- oder mesolecithaler Eier zu verlaufen. Es kommt zur Bildung eines den Dotter überziehenden Blastoderms (superficieller Furchungstypus), während im Dotter selbst Merocyten zurückbleiben. In anderen Fällen wurde eine während oder nach vollendeter Blastodermbildung stattfindende Rückwanderung von Zellen in den Dotter beobachtet. In der Regel nehmen diese Dotterzellen oder „Vitellophagen" keinen Anteil am Aufbau des Embryos. — Bei den Skorpioniden finden sich meroblastisch-telolecithale Eier und die Furchung verläuft in entsprechender Weise, so daß kein allseitig den Dotter umhüllendes Blastoderm, sondern eine Keimscheibe an einem Pole des Eies gebildet wird. (Dieser „discoidale" Furchungstypus ist als eine Modifikation des superficiellen, mit „vorzeitiger Entwickelung des Blastoderms an der Ventralseite" betrachtet worden.) Die dotterarmen Eier von Scorpio fulvipes scheinen einer totalen Furchung unterworfen zu sein. Auch bei gewissen Pseudoskorpioniden (Chelifer) findet eine totale Furchung statt. Bei den Araneiden kommt es im Zusammenhang mit dem Auftreten der ersten Furchungskerne im Zentrum des Eies zu einer mehr oder weniger vollkommenen Zerklüftung des Dotters in sogenannte „Dotterpyramiden", doch erscheint es unwahrscheinlich, daß dieselben morphologisch mit den bei totaler Furchung auftretenden Furchungszellen verglichen werden dürfen. Aehnliche Verhältnisse wie bei den Spinnen sind bei Thelyphonus beobachtet worden. — Die Bildung der Keimblätter und Anlage der wichtigsten Organe geht wie bei anderen Arthropoden von einer Blastodermplatte aus, die man als Embryonalanlage bezeichnen kann.

An einer bestimmten Stelle derselben („Cumulus primitivus" der Spinnen) findet durch Einwucherung von Zellen die Bildung des Entoderms und Mesoderms statt. Beim Skorpion ist dieser Prozeß deutlich zu verfolgen, denn das neugebildete Entoderm ist von dem darüber liegenden, nunmehr als Ektoderm zu bezeichnenden Blastoderm bereits scharf gesondert, zu der Zeit, da die Bildung des Mesoderms vor sich geht. In zahlreichen anderen Fällen wird, von der Wucherungszone ausgehend, ein gemeinsames „Mesentoderm" angelegt.

2. Embryonalhüllen sind bis jetzt nur bei Skorpioniden sicher nachgewiesen worden. Die Embryonalhülle besteht hier wie bei den Insekten aus 2 Häuten, von denen die äußere als „Serosa", die innere als „Amnion" bezeichnet wird. (Bei Chelifer soll ebenfalls ein Amnion vorkommen.)

3. Die Segmentbildung an der Embryonalanlage erfolgt im allgemeinen von vorn nach hinten, so daß hinter den schon gebildeten Segmenten vom Endsegment aus immer neue Segmente gebildet werden. Doch tritt häufig das Segment der Cheliceren und bisweilen auch dasjenige der Pedipalpen erst nach der Bildung einiger darauffolgender Segmente auf.

4. Die Extremitätenanlagen scheinen bei verschiedenen Arachnoiden in sehr verschiedener Reihenfolge aufzutreten. Oft bilden sich die bleibenden Extremitäten, mit Ausnahme der später zur Anlage gelangenden Cheliceren, gleichzeitig. Bei Pseudoskorpioniden sollen die Anlagen der Extremitäten sogar vor der Segmentierung der Embryonalanlage zu erkennen sein. Bei Scorpio fulvipes erscheinen die Cheliceren früher als die übrigen Gliedmaßen. Dies erklärt sich aus den eigentümlichen Ernährungsbedingungen der bei dieser Form aus dotterlosen Eiern sich entwickelnden Embryonen. Die großen, noch besonders modifizierten Cheliceren dienen hier zum Festhalten (und Ausquetschen?) des Nahrungsstranges, der als Appendix der Ovarialfollikel auftritt, in denen die Embryonen bis zur Geburtsreife verbleiben. Ebenfalls im Dienste einer möglichst intensiven Ernährung werden bei dieser Art auch Stomodaeum und Darm frühzeitig ausgebildet.

5. Bei allen Arachnoiden, abgesehen von den Linguatuliden, ist der Körper auf embryonalen Stadien reicher gegliedert als beim erwachsenen Tier. Vor allem zeigt die Cephalothoracalregion eine embryonale Gliederung. Diese Region besteht auf gewissen Embryonalstadien aus einem Kopf- oder Scheitellappen, an welchem das Stomodaeum und die definitive Mundöffnung sich bildet, und 6 darauffolgenden, also postoralen Segmenten, deren erstes das Segment der Cheliceren, das zweite das Segment der Pedipalpen ist, während die 4 übrigen die Segmente der 4 folgenden Extremitätenpaare darstellen. Am Abdomen läßt sich ebenfalls, auch überall da, wo es beim erwachsenen Tiere ungegliedert ist, beim Embryo eine Gliederung erkennen. Doch ist die Zahl der abdominalen Embryonalsegmente bei den verschiedenen Abteilungen der Arachnoidea eine sehr wechselnde. Bei verschiedenen Spinnen wurde das Vorkommen von 8 Abdominalsegmenten beobachtet.

Daß bei verschiedenen Arachnoiden am embryonalen Abdomen Gliedmaßenrudimente auftreten, und daß diese Rudimente später teilweise verschwinden, teilweise sich erhalten (Kämme des Skorpions, Spinnwarzen der Arachnoiden), ist schon mitgeteilt worden. An den 8 embryonalen Segmenten des Praeabdomens des Skorpions (Fig. 46) treten 7 Extremitätenpaare auf. Das letzte Segment ist gliedmaßenlos. Das 1. Segment

ist samt seinem rudimentären Gliedmaßenpaar lange übersehen worden. Es verschwindet früh in der Ontogenese, so daß dann später das ursprünglich 2. Segment sich direkt an den Cephalothorax anzuschließen scheint. Reste der Extremitäten dieses 2. Segmentes bleiben vielleicht in den 2 Klappen (Opercula) erhalten, unter denen die Geschlechtsöffnung liegt. Die Extremitäten des 3. Segmentes werden zu den Kämmen (Pectines) des Skorpions. Die darauffolgenden 4 (4.—7.) Segmente sind die Lungensegmente. Auch bei den übrigen Arachnoiden ist das im definitiven Zustande an das letzte Cephalothoracalsegment sich anschließende, ursprünglich jedoch 2. Abdominalsegment dasjenige, an welchem die Geschlechtsöffnung sich vorfindet. (Bei Thelyphonus konnten keine embryonalen Abdominalextremitäten aufgefunden werden, Schimkewitsch 1903 und 1906.)

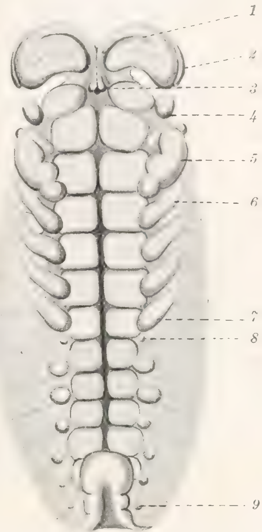


Fig. 46. **Oberflächenbild eines Entwickelungsstadiums von Euscorpius carpathicus L.** *1* Scheitelgrube, *2* Anlage der Seitenaugen, *3* Oberlippe, *4* Cheliceren, *5* Pedipalpen, *6* 1. Gangbein, *7* 4. Gangbein, *8* 1. Abdominalextremität, *9* Anlage der letzten (7.) Abdominalextremität. Nach Brauer 1895.

Der sich entwickelnde Keimstreifen der Araneiden zeigt eine dorsale Einkrümmung, die um so stärker wird, je mehr durch Bildung neuer Segmente der Keimstreifen sich verlängert. Kopf und Schwanzlappen sind einander schließlich fast bis zur Berührung genähert (Fig. 48 A). Indem die ventrale Medianfurche (der mesodermfreie Streifen zwischen den Segmentanlagen) zwischen den beiden Hälften des Keimstreifens sich mehr und mehr verbreitert, weichen die Keimstreifenhälften samt den an ihnen befindlichen Extremitätenanlagen nach den Seiten auseinander. Zwischen denselben wird in Seitenansicht (Fig. 48 B) der nur von einer dünnen Ektodermschicht bedeckte Dotter sichtbar. In diesem Stadium der größten Längenausdehnung erfolgt die charakteristische „Umrollung“ (Reversion). Sie wird eingeleitet durch Umbiegung des Abdominalteiles nach der Ventralseite. Während unter steter Breitenzunahme der Segmente das Auseinanderweichen der Seitenhälften noch zunimmt (Fig. 48 C), kommt es zu einer ventralen Einknickung des Abdomens gegen den Cephalothorax. In der Thoraxregion wachsen die ebenfalls stark sich verbreiternden Keimstreifenhälften in dorsaler Richtung vor und nähern sich von rechts und links bis zur Berührung. Der Dotter ist jetzt auf der Dorsalseite völlig bedeckt (Fig. 48 D). Eine ventrale Einkrümmung auch der vorderen Körperpartie vollendet die Umrollung (Fig. 48 E).

6. Was über das Verhältnis der embryonalen Gliederung des Körperstammes zur definitiven Gliederung desselben gesagt wurde, kann in gleicher Weise auch vom Nervensystem gesagt werden. In jedem embryonalen Segment bildet sich, wie die an Skorpioniden, Pedipalpen und

Araneiden angestellten Untersuchungen ergeben haben, ein Ganglienpaar. Das embryonale Ganglienpaar des Kopflappens ist die Anlage des Oberschlundganglions. Mit demselben verschmilzt ein 2. präorales (ursprünglich postorales?) Ganglienpaar. Im 1. postoralen Segment gelangt ein besonderes Ganglion für die Cheliceren zur Ausbildung, das sich sekundär von hinten an das obere Schlundganglion anlagert und mit diesem zum definitiven, nunmehr aus 3 Abschnitten oder Neuromeren sich aufbauenden Gehirn sich vereinigt. Die folgenden Segmente, mit Ausnahme des Endsegmentes, besitzen ebenfalls je ein Ganglienpaar. Die mehr oder weniger stark konzentrierte Form des Nervensystems des erwachsenen Tieres kommt durch Verschmelzung gesonderter embryonaler Ganglienpaare zustande. Das ganze Zentralnervensystem entsteht in ähnlicher Weise wie bei den übrigen Arthropoden. Das Bauchmark bildet sich beim Skorpion in

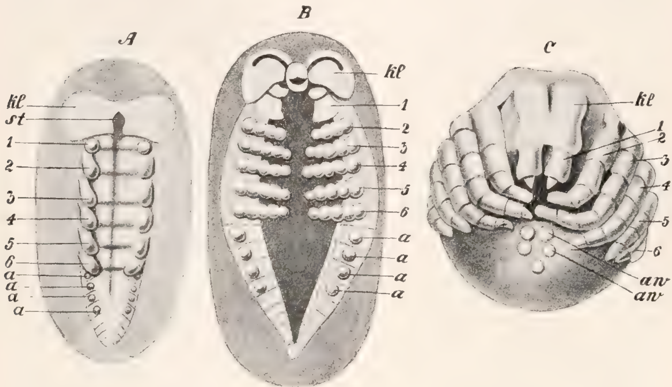


Fig. 47. **A, B, C Embryonen von Agelena labyrinthica,** von drei verschiedenen Entwickelungsstadien; bei A und B auf eine Fläche aufgerollt gedacht, bei C in der natürlichen Gestalt, von der Bauchseite. *kl* Kopflappen, *st* Stomodaeum, *1—6* 1.—6. Extremitätenpaar (des Cephalothorax), und zwar: *1* Cheliceren, *2* Pedipalpen, *3—6* Beine, *a* Anlagen von Abdominalgliedmaßen, *aw* in C Spinnwarzen. Nach Balfour 1880.

Form nach außen sich vorwölbender Ektodermverdickungen jederseits von der ventralen Mittellinie. An denselben schnüren sich zur Zeit der Ausbildung der Segmente die einzelnen Ganglienpaare ab, und zwar 6 Paar im Cephalothorax (als vorderstes derselben dasjenige der Cheliceren, es wird zuletzt gebildet), 8 Paar im Praeabdomen (auch das nur vorübergehend auftretende 1. Abdominalsegment besitzt ein Ganglienpaar) und 4 im Postabdomen. Noch während das embryonale Nervensystem seine ursprüngliche oberflächliche Lage inne hat, beginnt, von vorn nach hinten fortschreitend, durch Auswachsen von den Ganglienzellen aus die Bildung der Fasersubstanz, und zwar werden zuerst die Konnektive oder Längskommissuren, danach die Querkommissuren angelegt. Die Querkommissur der Chelicerenganglien bildet sich erst nach erfolgter Verlagerung des ursprünglich postoralen Ganglienpaares in die definitive präorale Lage. Die Ablösung des Nervensystems von der Oberfläche erfolgt hier nicht durch Delamination, wie bei manchen

Arthropoden, sondern die gesamte Anlage senkt sich in die Tiefe und wird vom Ektoderm überwachsen.

7. Das Mesoderm der Arachnoiden ist zu einer gewissen Zeit der Embryonalentwickelung in ganz ähnlicher Weise in Form von 2 seitlichen segmentierten Streifen oder Bändern mit segmentalen Hohlräumen entwickelt, wie bei Annulaten, Protracheaten, Antennaten und vielleicht auch Crustaceen. Von manchen Forschern ist ein vor dem Cölom der Cheliceren befindliches, im Kopflappen auftretendes, selbständiges Kopfcölom beobachtet worden. Auf Grund dieser Beobachtung darf vielleicht das Vorhandensein eines vom Kopflappen unabhängigen präoralen (ursprünglich postoralen?) Segmentes angenommen werden, was mit der Gliederung des Nervensystems in Uebereinstimmung stehen würde. Vereinzelte Angaben von an demselben wahrnehmbaren, rudimentären Extremitäten scheinen sich jedoch bis jetzt nicht bestätigt zu haben.

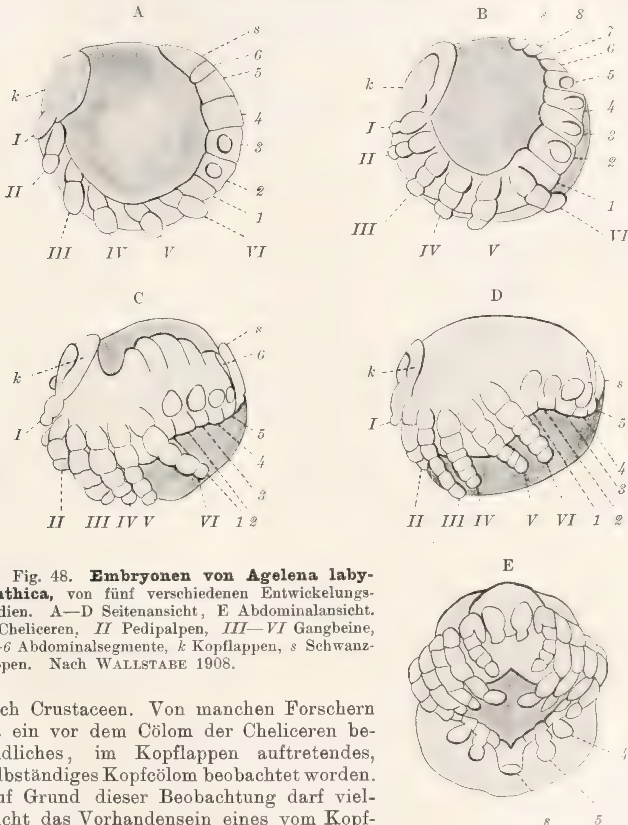


Fig. 48. **Embryonen von Agelena labyrinthica,** von fünf verschiedenen Entwickelungsstadien. A—D Seitenansicht, E Abdominalansicht. *I* Cheliceren, *II* Pedipalpen, *III*—*VI* Gangbeine, *1*—*6* Abdominalsegmente, *k* Kopflappen, *s* Schwanzlappen. Nach WALLSTABE 1908.

Die bei den Arachnoiden deutlich ausgebildeten, relativ großen Cölomsäckchen (Fig. 49) geben nicht der definitiven Leibeshöhle ihren Ursprung, sondern ihre Wandungen fallen wie bei den übrigen Arthro-

poden einer weitgehenden Auflösung anheim. Reste des Cöloms sind jedoch im erwachsenen Organismus noch vorhanden. Als solche kommen bei den Arachnoiden in Betracht: 1) die Coxaldrüsen und 2) die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane. Das Lumen der Gonodukte sowie des Endsäckchens und der „Schleifenkanäle" der Coxaldrüsen ist echtes Cölom. Die Coxaldrüsen werden angelegt als blindsackartige Ausstülpungen der somatischen Cölomwand eines oder mehrerer Segmente des Cephalothorax. Die Oeffnung gegen das übrige Cölom wird im Verlaufe der weiteren Entwickelung geschlossen. Die Coxaldrüsenanlage schnürt

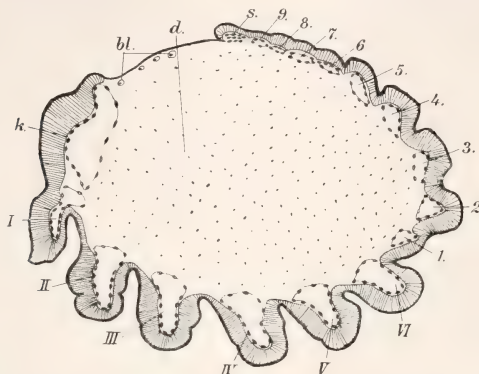


Fig. 49. Längsschnitt durch ein **Embryonalstadium von Agelena labyrinthica.** Größte innere Ausbildung des Keimstreifens. *k* Kopfcölom, *I—VI* cephalothoracale Cölomhöhlen, *1—9* abdominale Cölomhöhlen, *bl* Blutzellen, *d* Dotterschollen, *s* Schwanzlappen. Nach Wallstabe 1908.

sich gleichsam ab von dem mehr oder weniger dem Untergange geweihten Cölom und gewinnt dafür die Verbindung mit der Außenwelt — nach den einen Angaben durch Vorwachsen des mesodermalen Ausführungsganges bis an die Oberfläche des Körpers — wahrscheinlich aber mittels erfolgenden Durchbruchs des blinden distalen Endes und Oeffnung desselben in eine ihm entgegenwachsende kurze ektodermale Einsenkung. In völlig analoger Weise werden im 2. Abdominalsegment als Ausstülpungen der somatischen Ursegmentwand die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane angelegt, die zunächst getrennt zur Ventralseite ziehen. Später (beim Skorpion erst nach der Geburt) kommt durch ihre Vereinigung mit einer unpaaren ektodermalen Einstülpung die definitive Geschlechtsöffnung zustande. Wie die Coxaldrüsen, so sind auch die Gonodukte der Arachnoiden (nnd übrigen Arthropoden?) als umgewandelte Cölomodukte der Annelidenvorfahren aufzufassen. Mit Bezug auf die Betrachtung der Gonodukte als ursprünglich segmentale Bildungen ist das bei Spinnen beobachtete Auftreten von den Gonodukten entsprechenden Gängen (Cölomdivertikel) in den drei auf das Genitalsegment folgenden Segmenten von besonderem Interesse. Diese Gänge werden jedoch wieder rückgebildet.

Die Gonaden treten als segmentale Anschwellungen der Cölomwand einer Anzahl von Abdominalsegmenten (bei Agelena Segment 3—6) auf.

Die einzelnen Anschwellungen treten miteinander in Verbindung. Das Auftreten der Keimzellen findet bei gewissen Formen erst relativ spät statt, doch lassen umgekehrt gewisse Vorkommnisse einer sehr frühzeitigen Differenzierung derselben es fraglich erscheinen, ob sie wirklich als modifizierte Zellen der Cölomsackwände zu betrachten sind und nicht vielmehr als unabhängig von denselben, frühzeitig determinierte Elemente. Beim Skorpion läßt sich ihre Anlage weit zurückverfolgen. Sie erscheinen deutlich differenziert und von den übrigen Blastodermzellen als scharf sich abhebende Zellgruppe unterschieden zu einer Zeit, da die Entodermbildung noch nicht vollendet ist und die Bildung des Mesoderms noch nicht begonnen hat. Die Anlage verharrt während der nun folgenden Veränderungen zunächst in völliger Ruhe. Wenn dann das Entoderm zu einer zusammenhängenden Schicht sich zusammenschließt und vom Ektoderm aus Mesoderm in die Tiefe zu wuchern beginnt, erscheint die Genitalanlage von der Oberfläche in das Mesoderm versenkt, dessen Elemente — also anlagernde Mesodermzellen — die Epithelhülle der Genitalanlage bilden.

Die Bildung des Herzens erfolgt durch Emporwachsen der Cölomsäcke von rechts und links gegen die Dorsalseite. Die einander sich nähernden Seitenwände der emporwachsenden Somiten werden konkav eingebuchtet und umschließen so bei ihrer Verschmelzung einen rohrförmigen Hohlraum, dessen Wandung sie darstellen, das Rückengefäß oder Herz. Das Lumen des Herzens ist demnach kein Cölom, sondern ein Teil der primären Leibeshöhle. Bei der Bildung des Herzens werden große, in der dorsalen Mittellinie zahlreich gelagerte Zellen in dasselbe eingeschlossen, die als „Blutzellen" bezeichnet werden. (Diese auch als „freie Dotterzellen" beschriebenen Elemente sollen ektoblastischer Natur und von außerembryonalen Bezirken her in die Embryonalanlage eingewandert sein.) Das Cölom seitlich vom Herzen bildet das Pericard. Bald nach der Herzbildung erfolgt die Auflösung der Cölomwandungen. Das Zellmaterial derselben wird zu Muskelanlagen verwendet, zur Bildung der die einzelnen Organe umgebenden Hüllen, der Wände von Blutlakunen usw.

8. Vorderdarm und Hinterdarm entwickeln sich in bekannter Weise als Einstülpungen des Ektoderms (Stomodaeum und Proktodaeum). Ueber die Bildungsweise des Mitteldarmrohres sind die Forscher noch nicht einig. Widersprechend sind die Angaben insbesondere mit Bezug auf eine etwaige Betätigung der Dotterzellen am Aufbau des Mitteldarmepithels. (Da die jungen Entodermzellen Dotterplättchen enthalten, ist ihre Unterscheidung von Dotterzellen sehr erschwert. Von manchen Forschern wird die Existenz einer von den Dotterzellen unabhängigen Entodermlage überhaupt bestritten.) Von den verschiedenen Abschnitten des Mitteldarms tritt zuerst die Rectalblase auf. Das Proktodaeum ist um diese Zeit noch nicht gebildet. Von der Rectalblase gehen 2 Ausstülpungen ab, welche die Anlage der Malpighischen Gefäße darstellen.

9. Die ersten Anlagen der Lungen (Fächertracheen) sowohl als der Tracheen (Röhrentracheen) treten in Form von Einstülpungen des Ektoderms auf, an der Basis der embryonalen Extremitäten des 2. und 3. Abdominalsegmentes. Handelt es sich um eine Lungenanlage, so findet die Einstülpung statt, während die betreffende Extremität sich noch deutlich vom Abdomen abhebt. Die Ektodermtasche, die dem späteren Hauptstamm einer Trachee den Ursprung gibt, tritt dagegen erst auf,

nachdem die betreffende Abdominalextremität wieder völlig verschwunden ist. In beiden Fällen treten an der vorderen Wand der Einstülpung, bzw. am Grunde der Tasche sekundäre Einstülpungen auf, die in dem einen Falle als abgeplattete, eng aufeinander gepreßte Falten in den Hohlraum der Tasche vorragen, im anderen Falle — wenn es sich um eine Trachee handelt — die Form von nebeneinander gelagerten Röhren aufweisen. Letztere können sich je nachdem noch weiter verzweigen. Von einer Reihe von Forschern wurde für einen Teil der Tracheen der Spinnen ein anderer Ursprung festgestellt. Dieselben sollen, unabhängig von den Extremitäten und median von diesen dadurch entstehen, daß die der Anheftung der Bauchmuskulatur dienenden, als Entapophysen bezeichneten Ektodermeinstülpungen des 3. Abdominalsegmentes lufthohl werden, sich stark verlängern und respiratorische Funktion ausüben. (Im Zusammenhang mit dem starken Auswachsen des 3. Abdominalsegmentes nach hinten wird das Stigma ebenfalls nach hinten verlagert.) Diese auf Entapophysen, also ektodermale Sehnen zurückzuführenden Tracheen verbinden sich mit den seitlichen, den Lungen des vorhergehenden Segmentes entsprechenden Tracheen und bilden die medianen Hauptäste der definitiven Trachee. Ob und inwieweit bei den Tracheen der einzelnen Spinnengattungen solche „Sehnenbildungen" beteiligt sind, bleibt für jeden einzelnen Fall zu untersuchen. Scheinbar gleiche Verhältnisse zeigende Bildungen der Erwachsenen können verschiedenen Ursprungs sein. (Ist es zu kühn, die Frage aufzuwerfen, ob nicht umgekehrt die Tracheen die ursprünglichen Bildungen sein möchten und die Entapophysen Reste von Tracheen, die ihrer ursprünglichen Funktion verlustig gingen? Analoge Vorgänge zeigt das Verhalten der sogenannten Tracheentaschen bei den Diplopoden. Allerdings liegen dort die Verhältnisse insofern anders, als auch im Falle ausgebildeter Tracheen den Tracheentaschen selbst die eigentlich respiratorische Funktion zu fehlen scheint.)

10. Die meisten Arachnoiden werden geboren oder schlüpfen aus dem Ei in einem dem erwachsenen ähnlichen Zustande. Soviel wir wissen, kommt nur bei Pseudoskorpioniden und Acarinen eine postembryonale „Metamorphose" vor. Die ersteren schlüpfen in einem sehr unfertigen Zustande aus dem Ei, bleiben aber noch längere Zeit (nach Art von Parasiten?) am Körper der Mutter, (welche die abgelegten Eier mit sich herumträgt), befestigt. Den jungen Acarinenlarven (Fig. 5) fehlt das letzte Extremitätenpaar, d. h. das 4. Beinpaar. Dasselbe ist jedoch auf frühen Embryonalstadien vorhanden. Die betreffende Extremitätenanlage wird dann während der Reversion (Umrollung) in die Körperwand einbezogen und persistiert während der Larvenperiode als imaginalscheibenartiges Gebilde, aus dem bei der Umwandlung der Larve zur Nymphe wiederum die Extremität sich entwickelt.

Bei zahlreichen Acarinen sind zwischen Larvenstadium und geschlechtsreifem Tiere (letzteres wird auch als Prosopon bezeichnet) mehrere Nymphenstadien eingeschaltet. Denselben kommt die definitive Zahl (4) der Beinpaare zu. Die Geschlechtsorgane dagegen fehlen. Bei Tetranychus geht aus der 6-füßigen Larve direkt das Prosopon hervor. Die Zecken (Ixodidae) weisen ein Nymphenstadium auf. Ein eigentümliches Verhalten zeigt die zu den Argasinae gehörende Zecke Ornithodorus moubata. Die 6-füßige Larve bleibt in der Eihaut eingeschlossen und macht hier die Häutung durch, so daß die 8-füßige Nymphe Eischale und Larvenhaut gleichzeitig verläßt. Bei zahlreichen Milben kommen 3 Nymphenstadien vor (Oribatiden und Sarcoptiden). In einer

eingehenden Studie hat neuerdings Reuter (1909) zu begründen versucht, daß das Vorkommen von 3 Nymphenstadien als der ursprüngliche Zustand zu betrachten sei, und daß die zahlreichen, oft sehr kompliziert scheinenden Abweichungen von diesem Entwickelungstypus unter dem Gesichtspunkte einer Neigung zur Abkürzung der nachembryonalen Entwickelung verstanden werden können. Die Oribatiden besitzen drei aufeinanderfolgende gleichartige (homomorphe) Nymphenstadien. Bei den Sarcoptiden dagegen ist häufig das mittlere derselben heteromorph, als sogenannter Hypopus ausgebildet (Tyroglyphinae). Diese Hypopusstadien können selbst wieder verschieden gestaltet sein. Stets jedoch charakterisiert den Hypopus der Besitz besonderer Haftorgane (Klammerhaken, Saugnäpfe etc.), sowie das Fehlen der Mundteile. In zahlreichen Fällen dient der Hypopus der Verbreitung der Art, indem er sich anderer Tiere (Insekten usw.) zum Transport bedient. Bei manchen Arten ist das Hypopialstadium nicht obligatorisch, bei anderen der freien Beweglichkeit verlustig gegangen. In gewissen Fällen schlüpft der Hypopus überhaupt nicht aus der Nymphenhaut (des 1. Stadiums) aus. Ein solcher encystierter Hypopus kann dann ein sackförmiges Gebilde darstellen, ohne eine Spur äußerlich wahrnehmbarer Extremitäten (Glycyphagus domesticus). Oder die Extremitäten sind wie bei Falculifer (= Pterolichus) unter den Analginae zu kurzen Stummeln rückgebildet. (Diese Milbe lebt als Ektoparasit zwischen den Federn der Taube, das hypopiale Nymphenstadium dagegen subkutan, im Bindegewebe unter der Brusthaut.)

Zwischen den aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien finden Häutungen statt, die oft durch einen Ruhe- oder Erstarrungszustand eingeleitet werden, während dessen umfangreiche histologische Prozesse stattfinden können. Bei Trombidium verfällt die Larve vor der Häutung in einen Erstarrungszustand, während dessen innere Prozesse — Zerfall und Wiederaufbau von Organen — sich abspielen, die bis zu einem gewissen Grade an Vorgänge erinnern, wie sie die Metamorphose der Insekten begleiten. Schließlich wird unter der Larvenhaut eine neue Chitindecke gebildet, worauf die Larvenhaut abgestoßen wird. Dies Stadium ist als Apoderma bezeichnet worden. Aus dem „Apoderma" schlüpft eine freilebende Nymphe, die vor der Häutung wiederum in Erstarrung versinkt. Dieselben Vorgänge wiederholen sich. Aus dem 2. Apoderma schlüpft das geschlechtsreife Tier. Die beiden Apodermalstadien können als rudimentäre Nymphenstadien (1 und 3) aufgefaßt werden. Es würde also wiederum in gewissem Sinne eine Tendenz zur Abkürzung des normalen Entwickelungsverlaufes sich geltend machen. Vielleicht dürfen auch die bei verschiedenen Acarinen beschriebenen „Embryonalhüllen" (Deutovum-Tritovum-Membran) als Reste einst vorhandener, nunmehr unterdrückter Embryonalstadien betrachtet werden.

Faßt man das Hypopusstadium sowohl als auch die Apodermalstadien als modifizierte, bzw. rudimentäre Nymphenstadien auf, so erscheint es fraglich, ob die nachembryonale Entwickelung der Acarinen als eigentliche „Metamorphose" (Verwandlung) angesehen werden darf, in dem Sinne, daß in Anpassung der Jugendstadien an spezifische und von denjenigen der Erwachsenen verschiedene Existenzbedingungen provisorische larvale Organe ausgebildet, also „Larven" im zoologischen Sinne vorhanden wären. Der Besitz von nur 3 Extremitätenpaaren bei der Larve kann kaum als Anpassungserscheinung verstanden werden und dürfte wohl eine anläßlich der Umrollung durch rein mechanische Ursachen

hervorgerufene, durch den stark gedrungenen Körperbau der Milben bedingte Erscheinung sein. Läßt man diese Auffassung gelten, so würden die Oribatiden keine „Larven“ im zoologischen Sinne besitzen und ihre nachembryonale Entwickelung wäre als „Epimorphose“ (Umwandlung) zu bezeichnen. Der Hypopus der Tyroglyphinen dagegen besitzt besondere Organe in Anpassung an seine abweichende Lebensweise (Saugscheiben usw.), allein der Grundcharakter der Entwickelung (Larve, 1. und 3. Nymphe) ist auch hier epimorph und wird nur gleichsam unterbrochen durch das heteromorphe Nymphenstadium (Hypopus). (Mit Rücksicht auf diese Unterbrechung der Epimorphie hat Reuter (1909) für diesen Entwickelungsmodus die Bezeichnung Parekepimorphose vorgeschlagen.)

Ueber die Entwickelung und Lebensgeschichte der Linguatuliden wurde in der systematischen Uebersicht einiges gesagt. Die Ontogenie dieser Gruppe liefert keine Anhaltspunkte für die Beurteilung ihrer Stellung im System.

XI. Phylogenie.

Die Arachnoiden bilden eine scharf umgrenzte, natürliche Arthropodenabteilung. An der nahen Verwandtschaft der verschiedenen, zu der Klasse vereinigten Ordnungen ist, wenn wir von den Linguatuliden absehen, nicht zu zweifeln. Es darf ferner wohl angenommen werden, daß diejenigen Arachnoiden, deren Körper am reichsten gegliedert ist, ursprünglichere Charaktere beibehalten haben. Es sind dies die Skorpioniden — diese wegen der reichen Gliederung des Abdomens und des abdominalen Nervensystems — und die Solpugiden, diese wegen der Gliederung der dem Cephalothorax der übrigen Arachnoiden entsprechenden Körperregion, welche aus einem vorderen Abschnitt und drei darauffolgenden freien Segmenten besteht. Ob letztere mit den Thoraxsegmenten der Hexapoden verglichen werden dürfen, erscheint fraglich. Die bis jetzt vorliegenden Angaben über Bau und Entwickelung der Solifugen haben keine Anhaltspunkte für eine solche Auffassung ergeben. Der Gedanke ist nicht völlig abzuweisen, daß die Gliederung des Cephalothorax bei den Solifugen (ebenso wie bei den Mikrothelyphoniden und Tartariden) als eine sekundäre zu betrachten ist, die mit der primären Segmentierung der Myriapoden und Hexapoden nicht verglichen werden darf. Dagegen darf die reiche Gliederung des Abdomens der Solifugen als ein ursprüngliches Merkmal betrachtet werden. Auch sei nochmals darauf hingewiesen, daß, abgesehen von dem gliedmaßenlosen Endsegment, sämtliche 10 Abdominalsegmente mit Ausnahme des ersten auf gewissen ontogenetischen Stadien mit Gliedmaßenrudimenten ausgerüstet sind.

Am weitesten entfernen sich offenbar von der Stammform der Arachnoiden die Milben mit ihrer hochgradig konzentrierten Organisation, während die übrigen Abteilungen in verschiedener Weise eine vermittelnde Stellung einnehmen und als Paradigmata für eine fortschreitende Konzentration des Organismus verwertet werden können.

Was die Linguatuliden anbetrifft, so ist ihre Zugehörigkeit zu den Arachnoiden durchaus nicht erwiesen. Wir sind sogar nicht einmal imstande, den strikten Nachweis zu führen, daß sie Arthropoden sind. (Für die Arthropodennatur spricht der Besitz einer quergestreiften Muskulatur.) Es ist allerdings ganz gut möglich, daß die Linguatuliden durch weitgehenden Parasitismus stark modifizierte, milbenartige Tiere

sind, aber sie könnten ebenso gut auch parasitisch degenerierte Abkömmlinge anderer Arthropoden sein. Es fehlen uns bestimmte Anhaltspunkte, um den Mangel des Respirations- und Blutgefäßsystems zu beurteilen, d. h. um zu entscheiden, ob dieser Mangel ein ursprünglicher, oder ein etwa durch Parasitismus sekundär eingetretener ist. Das Vorhandensein von 2 Hakenpaaren genügt nicht einmal für die Feststellung der Arthropoden-, geschweige denn der Arachnoidennatur der Linguatuliden, und auch die Entwickelungsgeschichte läßt uns im Stich. Die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung am Hinterende des Körpers ist eine für die Arachnoiden ganz ungewöhnliche. Am Darmkanal fehlen die sonst weitverbreiteten Mitteldarmdivertikel. Die Reduktion des Zentralnervensystems auf einen Schlundring hängt zwar wahrscheinlich mit der durch parasitische Lebensweise bedingten Verkümmerung von Sinnesorganen, Extremitäten (?) usw. zusammen, aber sie spricht doch auch nicht dafür, daß es gerade Arachnoiden und nicht andere Tiere waren, von denen die mit einem solchen Nervensystem ausgestatteten Linguatuliden abstammen. Es bleibt schließlich nur die Beschaffenheit des mit Eifollikeln besetzten Ovarialschlauches, welche speziell an die bei Arachnoiden bestehenden Verhältnisse erinnert. Ueber den Wert dieser Uebereinstimmung kann man verschiedener Meinung sein.

Die Frage nach der systematischen Stellung der Arachnoidenklasse im Arthropodenstamme ist nicht leicht zu entscheiden. Wie schon mehrfach erwähnt, werden von zahlreichen Forschern die Arachnoiden mit den Xiphosuren und fossilen Gigantostraken (Merostomata) in einer Gruppe vereinigt und als „Chelicerata“ den zwei anderen Arthropodengruppen der „Teleiocerata“ (Trilobiten und Crustaceen) und „Atelocerata“ (Myriapoden und Insekten) gegenübergestellt.

Früher wurden die Arachnoidea vielfach den „Tracheaten“ zugeteilt. Zahlreiche neue, namentlich auch entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß ihnen mit Sicherheit eine von den tracheaten Arthropoden (Myriapoden und Hexapoden) abseits gerückte Stellung zukommt. Es hat sich gezeigt, daß die sogenannten Malpighischen Gefäße der Arachnoiden denjenigen der Myriapoden und Hexapoden nicht homolog, sondern entodermale Bildungen, „Mitteldarmdrüsen“, sind, die mit den bekannten Anhängen des (ektodermalen) Enddarmes der Insekten nicht verglichen werden dürfen. Ob die Tracheen der Spinnen denjenigen der Tracheaten homolog sind, muß zweifelhaft erscheinen.

Was die Frage einer näheren Verwandtschaft der Arachnoiden und speziell der Skorpioniden mit den Xiphosuren und Gigantostraken anbetrifft, so läßt sich nicht leugnen, daß der Cephalothorax der Arachnoiden und die an demselben befindlichen Extremitäten in ihrem Bau eine auffallende Uebereinstimmung mit den für die Merostomata geltenden Verhältnissen zeigen. Weitere Vergleichspunkte mögen gefunden werden in der ähnlichen Lage der Geschlechtsöffnung, im Fehlen präoraler Gliedmaßen, im Fehlen echter (d. h. ektodermaler) Malpighischer Gefäße, sowie im Besitz von Coxaldrüsen, die ihrem morphologischen Werte nach einander gleich und von denjenigen der übrigen Arthropoden verschieden sind. Es sei jedoch hier nochmals betont, daß Homologa dieser Coxaldrüsen (d. h. modifizierte Coelomodukte annelidenartiger Vorfahren) auch den tracheaten Arthropoden durchaus nicht fehlen. (Auch die Funktion

kann in einzelnen Fällen dieselbe sein wie bei den Arachnoiden: Segmentalorgane der Protracheaten, „Kopfniere“ von Machilis unter den Insekten).

Als Hauptstütze für die Annahme einer nahen Verwandtschaft der Arachnoiden mit den Xiphosuren wurde von jeher die spezielle Ausbildung der Respirationsorgane angesehen, und doch will es bei Betrachtung des durch vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen bis heute zutage geförderten Tatsachenmaterials fast scheinen, als ob hier ein noch nicht völlig gelöstes Problem vorliege. Es handelt sich zunächst um den Vergleich der Atmungsorgane von Limulus mit denjenigen des Skorpions. Die Kiemen von Limulus entstehen als Integumentduplikaturen, die in Form aufeinander folgender Querleisten auf der Oberseite des 2.—6. Paares der blattförmigen Abdominalextremitäten sich finden. Diese Querleisten wachsen zu lamellösen „Blättern“ aus, die an der Basis mit der Extremität verbunden sind, an den 3 übrigen Seiten (mit dem distalen Rand und den Seitenrändern) frei vorragen. Sie sind an der äußeren Oberfläche von Chitin überzogen und enthalten im Innern Mesoderm. Die Lunge des Skorpions stellt sich dar als ein durch eine spaltförmige Oeffnung (Stigma) mit der Außenwelt kommunizierender Sack, in welchen von der nach vorn gerichteten Wand her zahlreiche Lamellen einragen, die sowohl an der Basis als an den Seitenrändern, also an 3 Seiten, mit der Wand des Lungensackes fest verwachsen sind. Die Chitinwandung des Sackes setzt sich auf die Blätter fort. Dieselben enthalten kein Mesoderm. — Die Lungen des Skorpions sind auf mancherlei Art mit den Kiemen des Limulus verglichen worden. Die Vorstellung, daß es sich bei der (phylogenetischen) Entstehung derselben einfach um eine Umstülpung der Limulusextremität samt den daran befindlichen Kiemenlamellen ins Innere des Körpers gehandelt habe, ist schon in Anbetracht der Lage der Lungenblätter nicht haltbar. Dieselben müßten in diesem Fall an der hinteren Wand des Lungensackes sich finden, während das Umgekehrte der Fall ist. Man hat daher auch angenommen, daß die Extremität samt den daran befindlichen Kiemen ohne jede Inversion einfach in die Tiefe versenkt wurde. Allein die Lamellen der Spinnenlungen treten nicht als Ausstülpungen auf, die wie die Kiemenlamellen von der Oberfläche der embryonalen Extremität frei vorragen würden, sondern als Furchen, als parallel gerichtete Einkerbungen (Fig. 37). Man hat diese Entstehungsart mit derjenigen der Kiemenlamellen in Einklang zu bringen versucht, indem man betonte, daß in beiden Fällen in letzter Linie eine Faltenbildung des Epithels erreicht wird. (Man könnte sich vorstellen, daß die ursprünglich vorhandenen Ausstülpungen allmählich kürzer werden, während zugleich am Grunde derselben ein unbedeutendes Vorwachsen nach innen stattfindet, das sukzessive zunimmt und daher — bei Vorhandensein des gleichen Epithelmaterials — das Auswachsen von Ausstülpungen in der ursprünglichen Richtung mehr und mehr verunmöglicht; so käme schließlich eine Auffaltung des Epithels zustande, welche mit den bei der Entstehung der Arachnoidenlunge beobachteten Vorgängen im Prinzip übereinstimmt.) — Zur Erklärung des meist in der Diskussion nicht beachteten morphologischen Unterschiedes, der darin besteht, daß die Kiemenlamellen mit 3 Seiten frei vorragen, während die Lungenlamellen an der Basis sowohl als an den Seitenrändern, also an 3 Seiten mit den Wänden des Lungensackes verwachsen sind, haben die bis jetzt vorliegenden ontogenetischen Untersuchungen keinerlei An-

haltspunkte ergeben. — Die Ansicht, daß die zu einer gewissen Zeit an den Embryonalextremitäten der Arachnoiden zu beobachtenden Faltenbildungen überhaupt nichts mit der Bildung der definitiven Lunge zu tun haben sollen, wurde schon erwähnt. Dann wäre natürlich ein Vergleich mit den Limuluskiemen überhaupt hinfällig. Diese von Janeck (1909) und Montgomery (1909) gegen Purcell (1909) vertretene Ansicht erscheint jedoch nach neueren Untersuchungsergebnissen von Kautzsch (1910) und Ivanic (1912) kaum haltbar.

Wenn auch die Annäherung der Arachnoiden an die Xiphosuren durch manche vergleichend-anatomische und ontogenetische Verhältnisse gestützt erscheint, so scheint es doch, als ob trotz zahlreicher diesbezüglicher Untersuchungen die Frage, ob die Arachnoidenlungen auf Limuluskiemen zurückgeführt werden müssen, noch nicht definitiv gelöst sei.

Mit ihrer Entscheidung hängt sodann diejenige der weiteren Frage zusammen, wie die verschiedenen innerhalb der Klasse der Arachnoiden selbst zu beobachtenden Respirationsorgane sich zueinander verhalten. Sollen die Tracheen, vor allem zunächst die Tracheen der dipneumonen Araneiden, die im 3. Abdominalsegment die Lungen ersetzen, auf diese und weiterhin ebenfalls auf Limuluskiemen bezogen werden? Es muß hier nochmals auf die Ansicht hingewiesen werden, wonach die Lungensäcke als modifizierte Tracheenbüschel aufgefaßt werden. Auch ohne die Tracheenbüschel von Scutigera zum Vergleich herbeizuziehen, lassen sich — ausgehend von den Verhältnissen bei den Arachnoiden selbst — Anhaltspunkte finden, welche die Möglichkeit einer derartigen morphologischen Bedeutung der Lungen nicht ausschließen. Es sei hier nochmals an das Vorkommen bandartig abgeplatteter Tracheen, sodann an die büschelförmige Anordnung derselben innerhalb verschiedener Abteilungen (Araneiden, Pseudoskorpioniden) erinnert. — Das Vorkommen von Lungen einerseits und Tracheen andererseits innerhalb der verschiedenen Familien der Spinnen ist von Lamy (1902) einer umfassenden Untersuchung unterzogen worden, ergibt aber keine Anhaltspunkte darüber, welches der beiden Organe als das primitivere zu betrachten wäre. Es kommen vielmehr beiderlei Organe gleicherweise in (ihrer sonstigen Organisation nach) primitiven und hoch spezialisierten Familien vor und scheinen, was ihre Verteilung anbetrifft, eher einer ökologischen Betrachtungsweise zugänglich, nicht geeignet zur Entscheidung morphologischer Probleme. Unter welchen Bedingungen jedoch die einen oder die andern sich im einzelnen Falle entfalten, ist bis dahin völlig unaufgeklärt.

Bei den Spinnen haben nur 2 Segmente noch Respirationsorgane beibehalten, die zum Teil als Lungen ausgebildet sind. Direkt können diese Spinnenlungen nicht auf diejenigen des Skorpions bezogen werden, da bei letzterem an denjenigen Segmenten, die bei den Araneiden Lungensegmente sind (das 2. Abdominalsegment bei den dipneumonen, das 2. und 3. bei den tetrapneumonen Araneiden), überhaupt keine Atmungsorgane vorkommen. Am 2. Abdominalsegment des Skorpions ist das Genitaloperculum, am 3. sind die Kämme entwickelt. Erst vom 4. bis 7. Segment folgen die Atmungsorgane. (Es sei nur nebenbei bemerkt, daß auch Limulus an dem Segment, das dem „Lungensegment" der Dipneumones entspricht, keine Kiemen trägt.) Die Spinnen besitzen also ein Lungenpaar, das einem weiter vorn gelegenen Segment angehört, als das vorderste Lungensegment des Skorpions. Könnte dies nicht darauf hinweisen, daß die Lungen der Spinnen eben nicht direkt auf diejenigen des Skorpions zu beziehen sind, sondern vielmehr mit diesen auf die

Atmungsorgane der gemeinsamen Stammform? Auch scheint nicht ohne Bedeutung, daß die Lungen des Skorpions in frühen Embryonalstadien (Laurie 1892) gleich denen der erwachsenen Spinne horizontal gelagerte Lamellen besitzen; erst sekundär geht beim Skorpion diese horizontale Lage der Lamellen in eine senkrechte über.

Endlich eine letzte, ebenfalls noch umstrittene Frage: daß die Tracheen der Araneiden (mindestens zum Teil) und die Lungen dieser Ordnung homologe Gebilde seien, ist kaum je bezweifelt worden, wie aber verhält es sich mit den Tracheen der übrigen Arachnoiden, besonders den bei Solifugen und Acarinen zu beobachtenden, nicht abdominal gelegenen Tracheen? Läßt man auch die Acarinen aus dem Spiel, da bei diesen die vorderständige Lage der Stigmen vielleicht eine sekundäre ist, so bleibt das an der „Brust" der Solifugen befindliche Stigma zu erklären. Es wäre zu vermuten gewesen, daß, ähnlich wie bei den Acarinen erwiesenermaßen die Geschlechtsöffnung — der gleiche Vorgang darf vielleicht für die Stigmen angenommen werden — während der Ontogenese nach vorn wandert, auch hier eine sekundäre Vorwärtsverlagerung für die auffallende definitive Lage verantwortlich gemacht werden dürfte. Soweit die Ontogenie der Solifugen bekannt ist, hat sich jedoch gezeigt, daß davon keine Rede sein kann; das Stigma wird vielmehr an Ort und Stelle angelegt. Will man die Tracheen der Arachnoiden auf Lungen und weiterhin auf Limuluskiemen zurückführen, so muß natürlich für die thorakalen Tracheen der Solifugen ein von den übrigen völlig verschiedener Ursprung angenommen werden. Sie sind denn auch als modifizierte Hautdrüsen betrachtet worden unter der Annahme, daß die Stammform zweierlei, morphologisch nicht vergleichbare Atmungsorgane besessen habe. Es ist auch die Ansicht ausgesprochen worden, die thorakalen Tracheen der Solifugen könnten ebenso wie gewisse Abschnitte der Spinnentracheen Entapophysen ihre Entstehung verdanken. In jedem Fall wird also eine mindestens diphyletische Entwickelung der Tracheen innerhalb der Klasse der Arachnoiden angenommen.

Für eine definitive Lösung dieser Fragen fehlen zur Zeit noch die entscheidenden Untersuchungen. Zunächst erscheint es auch ausgeschlossen, zu entscheiden, ob die Tracheen der übrigen solche besitzenden Arthropodengruppen irgendwie mit denjenigen der Spinnen verglichen werden dürfen.

Uebersicht der wichtigsten Literatur.

A. Schriften allgemeinen Inhalts. Lehrbücher. Untersuchungen, die sich über alle oder mehrere Abteilungen erstrecken.

1910. ***Biedermann, W.,*** *Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Wintersteins Handb. vergl. Physiol., Bd. 2, Lief. 7.*

1899. ***Canestrini, G.,*** *und* ***Kramer, P.,*** *Demodicidae und Sarcoptidae. Das Tierreich. Lief. 7, Berlin.*

1903. ***Carpenter, G.,*** *On the relationship between the classes of Arthropoda. Proc. R. Irish Acad. Sc., Vol. 14, Sect. B.*

1880. ***Croneberg, A.,*** *Ueber die Mundteile der Arachniden. Arch. Nat., Bd. 46.*

1836—1846. ***Cuvier, G.,*** *Le règne animal, distribué d'après son organisation. Paris. (Les Arachnides par Dugès et Milne Edwards.)*

1894. ***Dana, J.,*** *Observations on the derivation and homologies of some Articulates. Amer. Journ. Sc., (3), Vol. 47.*

1912. ***Fiebiger, J.,*** *Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere. Wien und Leipzig.*

1904. ***Fritsch, A.,*** *Paläozoische Arachniden. Prag.*

1904. **Hansen, H.**, *and* **Sörensen, W.**, *On two orders of Arachnida, Opiliones and Ricinulei. Cambridge.*
1894. **Kingsley, J.**, *The classification of the Arthropoda. Amer. Nat., Vol. 28.*
1901. **Kobert, R.**, *Beiträge zur Kenntnis der Giftspinnen. Stuttgart.*
1882. **Koch, L.**, *Zoologische Ergebnisse von Exkursionen auf den Balearen. Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 31.*
1892. **Korschelt, H.**, *und* **Heider, K.**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil, Heft 2. Arthropoda. Jena.*
1899. **Kraepelin, K.**, *Scorpiones und Pedipalpi, Das Tierreich, Lief. 8.*
1901. — *Palpigradi und Solifugae. Ibid., Lief. 12.*
1884. **Lankester, E. R.**, *On the skeleto-trophic tissus and coxal glands of Limulus, Scorpio and Mygale. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 24.*
1904. — *The structure and classification of the Arthropoda. Ibid., Vol. 47.*
1905. — *The structure und classification of the Arachnida. Ibid., Vol. 48.*
1855. **Leydig, Fr.**, *Zum feineren Bau der Arthropoden. Müllers Arch.*
1893. **Pocock, R.**, *On some points in the morphology of the Arachnida, with notes on the classification of the group. Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 11.*
1898. — *Scorpions, Pedipalpi and Spiders collected by Dr. Willey in New Britain, the Solomon Islands etc. Zool. Results, Vol. 1.*
1892. **Schneider, Aimé**, *Mélanges arachnologiques. Tablettes zool. Poitiers, T. 2.*
1812. **Treviranus**, *Ueber den inneren Bau der Arachniden. Nürnberg.*
1895. **Wagner**, *Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Jenaische Zeitschr., Bd. 29.*
1909. **Warburton, C.**, *Scorpions, Spiders, Mites, Ticks etc. The Cambridge nat. Hist. Vol. 4.*
1887. **Weissenborn, B.**, *Beiträge zur Phylogenie der Arachniden. Jenaische Zeitschr., Bd. 20.*

B. Abhandlungen, welche die gesamte Anatomie einer Ordnung oder einer einzelnen Form betreffen, oder die sich doch auf mehrere Organsysteme beziehen.

Scorpionidea.

1856. **Dufour, L.**, *Histoire anatomique et physiologique des Scorpions. Mém. Ac. Sc. Inst. France, T. 14.*
1885. **Lankester, E. R.**, **Benham, W.**, *and* **Beck, E.**, *On the muscular and endoskeletal systems of Limulus and Scorpio; with some notes on the anatomy and generic characters of Scorpions. Trans. Zool. Soc. London, Vol. 11.*
1896. **Laurie, M.**, *Further notes on the anatomy and development of Scorpions, and their bearing on the classification of the order. Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 18.*
1884. **Morgan, C.**, *Note on the (alleged) suicide of the Scorpion. Trans. South Afric. Phil. Soc., Vol. 3.*
1901. **Pocock, R.**, *The Scottish Silurian Scorpion. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 44.*
1905. **Kraepelin, K.**, *Die geographische Verbreitung der Skorpione. Zool. Jahrb., System., Bd. 22.*

Solpugidea.

1896. **Bernard, H.**, *The comparative morphology of the Galeodidae. Trans. Linn. Soc. (2), Zool., Vol. 6.*
1862. **Dufour, L.**, *Anatomie, Physiologie et histoire naturelle des Galéodes. Mém. Acad. Sc. Inst. France, T. 17.*
1902. **Heymons, R.**, *Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen nebst Beiträgen zur Systematik derselben. Anhang z. d. Abhandl. Preuß. Akad. Wiss., Berlin 1901.*

Pseudoscorpionidea (Cheloneti).

1908. **André, E.**, *Sur la piqûre des Chélifères. Zool. Anz., Bd. 33.*
1894. **Bernard, H.**, *Notes on the Chernetidae with special reference to the vestigial stigmata and to a new form of tracheae. Journ. Linn. Soc. London, Vol. 24.*
1887. **Bertkau, P.**, *Ueber die Chernetiden oder Bücherskorpione. Verhandl. nat.-hist. Ver. preuß. Rheinlande, Sitz.-Ber., Bd. 44.*
1888. **Croneberg, A.**, *Beitrag zur Kenntnis des Baues der Pseudoskorpione. Bull. Soc. Imp. Natur., Moscou.*
1855. **Menge, A.**, *Ueber die Scherenspinnen (Chernetidae). Neueste Schrift. nat. Ges. Danzig, Bd. 6.*

1903. **Schtschelkanowzew, S.**, *Materialien zur Anatomie der Pseudoskorpione. Gelehrte Schrift. Moskau. Univers., Naturw. Abt. (russisch). Auszug in: Zool. Anz., Bd. 26.*

1899. **Supino, F.**, *Osservazioni sopra l'anatomia degli Pseudoscorpioni. Atti Accad. Lincei, Vol. 8.*

1906. **With, C.**, *Remarks on the Chelonethi. Videnskab. Meddel. nat. Foren. Kjøbenhavn, (7), Aarg. 10.*

1909. — *Cheloneti. An account of the Indian false Scorpions together with studies on the anatomy and classification of the order. Mém. Ac. roy. sc. leitr. Danemark, (7), T. 3.*

Pedipalpi (inkl. Palpigradi).

1894. **Bernard, H.**, *On the spinning-glands in Phrynus, with an account of the so-called „Penis" and of the morphology of the operculum. Journ. Linn. Soc., Vol. 25.*

1901. **Börner, C.**, *Zur äußeren Morphologie von Koenenia mirabilis Grassi. Zool. Anz., Bd. 24.*

1904—06. — *Beiträge zur Morphologie der Arthropoden. 1. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen. Zoologica, Bd. 17.*

1897. **Hansen, H.**, *and* **Sörensen, W.**, *The order Palpigradi Thor. (Koenenia mirabilis Grassi and its relationship to the other Arachnida). Ent. Tidskr., Arg. 18.*

1894. **Laurie, M.**, *On the morphology of the Pedipalpi. Journ. Linn. Soc. London, Vol. 25.*

1902. **Pocock, R.**, *On some points in the anatomy of the alimentary and nervous system in the Arachnida suborder Pedipalpi. Proc. zool. Soc. London, Vol. 2.*

1901. **Rucker, A.**, *The Texan Koenenia. Amer. Nat., Vol. 35.*

1903. — *A new Koenenia from Texas. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 47.*

1903. — *Further observations on Koenenia. Zool. Jahrb. System., Bd. 18.*

1905. **Silvestri, F.**, *Note aracnologice (Koenenia ♂). Redia, Vol. 2.*

1900. **Wheeler, W.**, *A singular Arachnid (Koenenia mirabilis Grassi) occuring in Texas. Amer. Nat., Vol. 34.*

Phalangidea (inkl. Ricinulei).

1901. **Banks, N.**, *Synopsis of North-american Invertebrates. XVI. The Phalangida. Amer. Nat., Vol. 35.*

1903. **Dahl, F.**, *Ueber eine eigenartige Metamorphose der Troguliden, Verwandlung von Amopaum in Dicranolasma und von Metopoctea in Trogulus. Ges. nat. Frd., Berlin 1903.*

1892. **Faussek, V.**, *Zur Anatomie und Embryologie der Phalangiden. Biol. Centralbl., Bd. 12.*

1888. **Henking, H.**, *Biologische Beobachtungen an Phalangiden. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 3.*

1911. **Hirst, S.**, *On some new Opiliones from Japan and the Loo-Choo Islands. Ann. Mag. nat. Hist., (8), Vol. 8.*

1881. **Loman, J.**, *Bijdrage tot de Anatomie der Phalangiden. Dissert. Amsterdam.*

1903. — *Vergleichend-anatomische Untersuchungen an chilenischen und anderen Opilioniden. Zool. Jahrb., Suppl. 6.*

1911. **Roewer, C.**, *Ostasiatische Opiliones. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 31.*

1911. — *Uebersicht der Genera der Subfamilie der Phalangiini der Opiliones palpatores. Arch. Nat., Jahrg. 77, Bd. 1, Suppl.*

1881. **Rössler, R.**, *Beiträge zur Anatomie der Phalangiden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 36.*

1906. **Sørensen, W.**, *Un animal fabuleux des temps modernes. Analyse critique. (Bezieht sich auf das von Stecker beschriebene Gibocellum sudeticum.) Oversigt Dansk. Vidensk. Forhandl. 1906.*

1892. **Thorell, T.**, *On an apparently new Arachnid belonging to the family Cryptostemmoidae Westw. Bihang Vetensk. Akad. Handl. Stockholm, Bd. 17.*

1843. **Tulk, A.**, *Upon the anatomy of Phalangium opilio. Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 12.*

Araneidea.

1878. **Bertkau, Ph.**, *Versuch einer natürlichen Anordnung der Spinnen nebst Bemerkungen zu einzelnen Gattungen. Arch. Nat., Jahrg. 44, Bd. 1.*

1903. **Bösenberg, W.**, *Die Spinnen Deutschlands. Zoologica, Bd. 4.*

1840. **Brandt, J.**, *Recherches sur l'anatomie des Araignées. Ann. Sc. Nat., (2), T. 13.*

1883. **Dahl, Fr.**, *Analytische Bearbeitung der Spinnen Norddeutschlands mit einer anatomisch-biologischen Einleitung. Schrift. nat. Ver. Schleswig-Holstein, 1883.*

1906. — *Das System der Araneen. Zool. Anz., Bd. 29.*

1907. — *Ein Versuch, den Bau der Spinne physiologisch-ethologisch zu erklären. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 25.*

1908. **Dahl, Fr.**, *Die Lycosiden oder Wolfspinnen Deutschlands und ihre Stellung im Haushalte der Natur. Nova Acta, Bd. 88.*
1894. **Damin, N.**, *On parthenogenesis in Spiders. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 43.*
1863. **Dugès, A.**, *Observations sur les Araneides. Ann. Sc. nat., (2), T. 6.*
1893. **Gaubert, P.**, *Remarques sur le Pholcus phalangioides. C. R. Soc. philom. Paris, 1893.*
1842. **Grube, E.**, *Einige Resultate aus Untersuchungen über die Anatomie der Araneiden. Müllers Archiv, 1842.*
1910. **Hamburger, C.**, *Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Argyroneta aquatica Cl. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 96.*
1890. **Henking, H.**, *Die Wolfspinne und ihr Eicocon. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 5.*
1877. **Lebert, H.**, *Die Spinnen der Schweiz, ihr Bau, ihr Leben und ihre systematische Uebersicht. Denkschr. schweiz. nat. Ges., Bd. 27, Abt. 2.*
1851. **Menge, A.**, *Ueber die Lebensweise der Arachniden. Neueste Schrift. nat. Ges. Danzig, 1851.*
1866—79. — *Preußische Spinnen. Ibid.*
1911. **Merian, P.**, *Die Spinnenfauna von Celebes. (Beitr. z. Tiergeographie im Indoaustral. Archipel.) Zool. Jahrb., Syst., Bd. 31.*
1906. **Montgomery, Th.**, *The oviposition, cocooning and hatching of an Aranead, Theridium tepidariorum. Biol. Bull., Vol. 12.*
1908. **Oppenheim, S.**, *Regeneration und Autotomie bei Spinnen. Zool. Anz., Bd. 33.*
1867. **Plateau, F.**, *Observations sur l'Argyronète aquatique. Ann. Sc. nat., (5), T. 7.*
1884. **Schimkewitch**, *Etude sur l'anatomie de l'Epeire. Ann. Sc. nat., (6), T. 17.*
1892—1903. **Simon, E.**, *Histoire naturelle des Araignées. 2d Édit., Paris.*

Acarina.

1905. **Allen, W.**, *Internal morphology of the American cattle tick. Trans. Amer. micr. Soc., Vol. 26.*
1894. **Bernard, H.**, *Some observations on the relation of the Acaridae to the Arachnida. Journ. Linn. Soc. (Zool.), Vol. 24.*
1881. **Bertkau, Ph.**, *Bruchstücke aus der Lebens- und namentlich Fortpflanzungsgeschichte unserer Zecke, Ixodes ricinus. Verh. nat.-hist. Ver. preuß. Rheinlde. Westf., Jahrg. 38.*
1906. **Bonnet, A.**, *Sur l'anatomie et l'histologie des Ixodes. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 142.*
1907. — *Recherches sur l'anatomie comparée des Ixodidés. Ann. Univ. Lyon, (N. S.), Vol. 1.*
1908. — *Aperçu sur l'anatomie et la classification des Ixodes. Arch. Parasitol., T. 12.*
1901. **Brucker, E.**, *Monographie de Pediculoides ventricosus Newport et théorie des pièces buccales des Acariens. Bull. scient. France Belg., Vol. 35.*
1899. **Canestrini, G.**, *und* **Kramer, P.**, *Demodicidae und Sarcoptidae. Das Tierreich. Lief. 7.*
1906. **Christophers, S.**, *The anatomy and histology of Ticks. Sc. Mem. Offic. Med. Sanit. Dep. Gov. India, (2), Vol. 23.*
1868. **Claparède, E.**, *Studien an Acariden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 18.*
1878. **Croneberg, A.**, *Ueber den Bau der Hydrachniden. Zool. Anz., Bd. 78.*
1879. — *Ueber den Bau von Trombidium. Bull. Soc. Natural. Moscou, 1879.*
1907. **Dönitz, W.**, *Die wirtschaftlich wichtigen Zecken mit besonderer Berücksichtigung Afrikas. Leipzig.*
1909. — *Ueber das Zeckengenus Amblyomma. Sitz.-Ber. Ges. nat. Fr. Berlin, 1909.*
1834. **Dugès, A.**, *Recherches sur l'ordre des Acariens. Ann. Sc. nat., (2), T. 2.*
1845. **Dujardin, F.**, *Premier mémoire sur les Acariens. Ann. Sc. nat., (3), T. 3.*
1903. **Favard, R.**, *Du Demodex folliculorum. Diss. Limoges.*
1909. **Foà, A.**, *Intorno al Rhycoglyphus echinopus (Fum. e Rob.) Moniez e ad un altro Acaro vivento con esso sulle radici di viti. Atti Acc. Lincei Rend., (5), Vol. 18, Sem. 2.*
1889. **Girod, P.**, *Anatomie de l'Atax. Bull. Soc. Zool. France, T. 14.*
1911. **Guercio, G.**, *Primo contribuzione alla conoscenza degli Eriofiidi delle gemme del Nocciuolo e delle foglie del Pero. Redia, Vol. 7.*
1881. **Haller, G.**, *Die Mundteile und systematische Stellung der Milben. Zool. Anz., Bd. 4.*
1882. — *Zur Kenntnis der Dermaleichen. Arch. Nat., Jahrg. 48, Bd. 1.*
1882. — *Ueber den Bau der vögelbewohnenden Sarcoptiden (Dermaleichidae). Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 36.*
1901. **Hanstein, R.**, *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Tetranychus Dut. Nebst Bemerkungen über Leptus autumnalis Shaw. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 70.*
1882. **Henking, H.**, *Beiträge zur Anatomie, Entwickelungsgeschichte und Biologie von Trombidium fuliginosum. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 37. (Daselbst ausführl. Literaturverzeichnis.)*

1894. **Karpelles, L.**, *Zur Anatomie von Bdella arenaria. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 43.*
1904. **Kossel, H., Schütz, Weber** und **Miessner**, *Ueber die Hämoglobinurie der Rinder in Deutschland. Arbeit. Kais. Gesundheitsamt Berlin, Bd. 20. (Enthält Beobachtungen über Entwickelungsgang und Anatomie von Ixodes reduvius.)*
1875. **Kramer, P.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Hydrachniden. Arch. Nat., Jahrg. 45, Bd. 1.*
1877. — *Grundzüge zur Systematik der Milben. Arch. Nat., Jahrg. 43.*
1882. — *Ueber Gamasiden. Ibid., Jahrg. 48, Bd. 1.*
1882. — *Ueber die Segmentierung bei den Milben. Ibid.*
1905. **Lavarra, L.**, *Note sugli organi digerenti e genitali degli Ixodidi. Boll. Soc. Zool. Ital. Roma, (2), Vol. 6.*
1888. **Lohmann, H.**, *Die Unterfamilie der Halacaridae. Dissert. Jena.*
1893. — *Die Halacarinen der Plankton-Expedition. Erg. Plankt.-Exped. Humbold-Stift. (Victor Hensen), Bd. 2.*
1907. — *Die Meeresmilben der deutschen Südpolar-Expedition. Deutsch. Südpol.-Exped. 1901—1903, Bd. 9.*
1876. **Mégnin, P.**, *Mémoire sur l'organisation et distribution des Gamasidés. Journ. anat. Physiol. Paris, T. 12.*
1884. **Michael, A.**, *British Oribatidae. Ray Soc. London, 1884.*
1892. — *On the variations in the internal anatomy of the Gamasinae. Trans. Linn. Soc. London, Vol. 5.*
1895. — *A study of the internal anatomy of Thyas petrophilus, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall. Proc. zool. Soc. London, 1895.*
1897. — *Internal anatomy of Bdella. Trans. Linn. Soc. London, (2), Vol. 6.*
1898. — *Oribatidae. Das Tierreich. Lief. 3.*
1898. **Nalepa, A.**, *Eriophyidae (Phytoptidae). Das Tierreich. Lief. 4.*
1900. — *Zur Kenntnis der Gattung Eriophyes Sieb., Em. Nal. Denkschr. Ak. Wiss. Wien, Bd. 68.*
1911. **Neumann, L.**, *Ixodidae. Das Tierreich. Lief. 26.*
1898. **Nordenskiöld, E.**, *Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Hydrachniden. Dissert. Helsingfors.*
1899. — *Beiträge zur Kenntnis der Anatomie von Norneria gigas. Act. Soc. Sc. Fenn., Bd. 26.*
1908—1911. — *Zur Anatomie und Histologie von Ixodes reduvius, I—III. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 25, 27 u. 32.*
1909. **Oudemans, A.**, *Ueber die bis jetzt genauer bekannten Trombidium-Larven und über eine neue Klassifikation der Prostigmata. Tijdskr. Ent., Deel 52.*
1861. **Pagenstecher, H.**, *Beiträge zur Anatomie der Milben. Leipzig.*
1911. **Paoli, G.**, *Monografia dei Tarsonemidi. Redia, Vol. 7.*
1900. **Piersig, R.**, *Deutschlands Hydrachniden. Zoologica, Bd. 9.*
1901. — und **Lohmann, H.**, *Hydrachnidae und Halacaridae. Das Tierreich. Lief. 13.*
1908. **Nuttal, G., Cooper, W.**, and **Robinson, L.**, *The structure and biology of Haemaphysalis punctata, Canestrini and Fanzago. Parasitology, Vol. 1.*
1909. **Reuter, E.**, *Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden, mit besonderer Berücksichtigung von Pediculopsis graminum (E. Reut.). Acta Soc. Sc. Fenn., Bd. 36. (Daselbst ausführliches Literaturverzeichnis.)*
1908. **Samson, K.**, *Die Eiablage und die Larve der Zecke Rhipicephalus sanguineus Latr. Sitz.-Ber. nat. Fr. Berlin, 1908.*
1909. — *Zur Anatomie von Ixodes ricinus L. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 93.*
1889. **v. Schaub, R.**, *Ueber die Anatomie von Hydrodroma (C. L. Koch). Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Wien, Bd. 97, Abt. 1.*
1904. **Sig Thor, T.**, *Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques. Ann. Sc. nat., (8), T. 19.*
1886—1893. **Stoll, O.**, *Biologia Centrali-Americana. Arachnida acaridea, Cambridge.*
1905. **Thon, K.**, *Die äußere Morphologie und die Systematik der Holothyriden. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 23.*
1892. **Trouessart, E.**, *Considérations générales sur la classification des Acariens et essai d'une nouvelle classification. Rev. Sc. nat. Ouest., 1892.*
1897. **van Vleet, A.**, *On the mouth-parts and respiratory organs of Limnochares. Diss. Leipzig.*
1894. **Wagner, J.**, *Ueber die Stellung der Acarinen, die sogenannten Malpighischen Gefäße und die Atmungsorgane der Arachniden. Jenaische Zeitschr., Bd. 29.*
1905. **Williams, S.**, *Anatomy of Boophilus annulatus. Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 32.*
1888. **Winkler, W.**, *Anatomie der Gamasiden. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 7.*

Linguatulida.

1889. **Babes**, *Die Wanderung des Pentastomum denticulatum beim Rinde. Centralbl. Bakt., Parasit., Bd. 5.*

1908—1909. **Broden, A.**, and **Rodhain, I.**, *Contribution à l'étude du Porocephalus moniliformis. Ann. trop. Med., Parasit., Liverpool, Vol. 1 u. 2.*

1910. — *Contribution à l'étude du Porocephalus armillatus. Ibid., Vol. 4.*

1882. **Chatin, J.**, *Sur une Linguatulide. Ann. Sc. nat., (6), T. 14.*

1899. **Ihle, J.**, *Ueber einige Verbesserungen im System der Arthrozoen. II. Ueber die systematische Stellung der Pentastomen. Biol. Centralbl., Bd. 19.*

1898. **Kulagin, N.**, *Zur Naturgeschichte des Pentastomum denticulatum Lam. Centralbl. Bakt., Parasit., Abt. 1, Orig., Bd. 24.*

1906. **Laengner, H.**, *Ueber Pentastomum denticulatum beim Menschen. Ibid., Bd. 40.*

1860. **Leuckart, R.**, *Bau und Entwickelungsgeschichte der Pentastomen. Leipzig und Heidelberg.*

1889. **Lohrman, E.**, *Untersuchungen über den anatomischen Bau des Pentastomum. Arch. Nat., Jahrg. 55, Bd. 1.*

1899. **Neumann, G.**, *Sur le Porocéphalus du chien et de quelques mammifères. Arch. Parasit., Vol. 2.*

1898. **Shipley, A.**, *An attempt to revise the family Linguatidae. Arch. Parasit., T. 1.*

1909. — *Tardigrada and Pentastomida. The Cambridge nat. Hist., Vol. 4.*

1893. **Spencer, B.**, *The anatomy of Pentastomum teretiusculum (Baird.). Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 34.*

1891. **Stiles, C.**, *Bau und Entwickelung von Pentastomum proboscidium. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 52.*

1910. **Shipley, A.**, *Report upon two small collections of Pentastomids with the description of a new species of Porocephalus. Parasitology, Vol. 3.*

C. Schriften über einzelne Organe oder Organgruppen.

Skelett. Körpergliederung. Extremitäten.

1880. **Croneberg, A.**, *Ueber die Mundteile der Arachniden. Arch. Nat., Jahrg. 46, Bd. 1.*

1882. **Kramer, P.**, *Ueber die Segmentierung bei den Milben. Arch. Nat., Jahrg. 48, Bd. 1.*

1885. **Benham, W.**, *On the muscular and endoskeletal systems of Limulus and Scorpio. Trans. zool. Soc., Vol. 11.*

1886. **Lendl, A.**, *Ueber die morphologische Bedeutung der Gliedmaßen bei den Spinnen. Mathem.-nat. Ber. Ungarn, Bd. 4.*

1891. **Jaworowski, A.**, *Ueber die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten. Zool. Anz., Bd. 14.*

1892. — *Ueber die Extremitäten, deren Drüsen und die Kopfsegmentierung bei Trochosa singoriensis. Ibid., Bd. 15.*

1893. **Bernard, H.**, *The „head" of Galeodes and the procephalic lobes of Arachnidan embryos. Ibid., Bd. 16.*

1894. — *The endosternite of Scorpio, compared with the homologous structures in Arachnida. Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 13.*

1894. **Schimkewitsch, W.**, *Sur la structure et sur la signification de l'endosternite des Arachnides. Zool. Anz., Bd. 16.*

1899. **Pokrowsky, S.**, *Noch ein Paar Kopfhöcker bei den Spinnenembryonen. Zool. Anz., Bd. 22.*

1899. **Schimkewitsch, W.**, *Ueber Bau und Entwickelung des Endosternites der Arachniden. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 8.*

1902. **Börner, C.**, *Arachnologische Studien, II und III. Zool. Anz., Bd. 25.*

1902. **Pocock, R.**, *Studies on the Arachnid endosternite. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 46.*

1902. **Riley, W.**, *The so-called mandibles of Spiders. Psyche, Vol. 9.*

1903. **Börner, C.**, *Arachnologische Studien. V. Die Mundbildung bei den Milben. Zool. Anz., Bd. 26.*

1903. — *Die Beingliederung der Arthropoden. Sitz.-Ber. Ges. nat. Fr., Berlin.*

1904. **Pocock, R.**, *On a new stridulating-organ in Scorpions discovered by W. I. Burchell in Brazil in 1828. Ann. Mag. nat. Hist., (7), Vol. 13.*

1906. **Oudemans, A.**, *Ueber die morphologische Bedeutung der Glieder der Mandibeln bei den Acari. Ibid., Bd. 29.*

1908. **Hirst, A.**, *On a new type of stridulating organ in Mygalomorph Spiders. Ann. Mag. nat. Hist., (8), Vol. 2.*

Drüsen.

1839. **Blackwall, J.,** *On the number and structure of the mammulae employed by the spiders in the process of spinning. Trans. Linn. Soc. London, Vol. 18.*

1846. **Meckel, J.,** *Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müllers Arch., 1846.*

1866. **Oeffinger, H.,** *Spinnorgane von Epeira. Arch. mikr. Anat., Bd. 2.*

1879. **Croneberg, A.,** *Ueber die Giftdrüsen von Solpuga. Zool. Anz., Bd. 2.*

1880. **Mac Leod, J.,** *Notice sur l'appareil vénimeux des Araneides. Arch. Biol., T. 1.*

1881. **Koenicke, F.,** *Vorläufige Mitteilung über die Bedeutung der „Steißdrüsen" von Atax crassipes. Zool. Anz., Bd. 4.*

1882. **Bertkau, Ph.,** *Ueber das Cribellum und Calamistrum. Ein Beitrag zur Histologie, Biologie und Systematik der Spinnen. Arch. Nat., Jahrg. 48, Bd. 1.*

1882. **Joyeux-Laffuie, J.,** *Sur l'appareil vénimeux et le venin du Scorpion. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 95.*

1882. **Lankester, E. R.,** *On the coxal glands of Scorpio, hitherto undescribed, and corresponding to the brick-red glands of Limulus. Proc. R. Soc. London, Vol. 34.*

1883. **Joyeux-Laffuie, J.,** *Appareil venimeux et venin du Scorpion. Arch. Zool. expér., (2), T. 1.*

1884. **Mc Leod, J.,** *Sur la présence d'une glande coxale chez les Galeodes. Bull. Ac. r. sc. Belgique, (3), T. 8.*

1884. — *Sur l'existence d'une glande coxale chez les Phalangides. Ibid.*

1885. **Bertkau, Ph.,** *Ueber die Coxaldrüsen der Arachniden. Verh. nat.-hist. Ver. preuß. Rheinlde., Jahrg. 48.*

1885. **Pelseneer, P.,** *Un the Coxal glands of Mygale. Proc. zool. Soc. London, Vol. 2.*

1887. **Loman, J.,** *Altes und Neues über das Nephridium (die Coxaldrüse) der Arachniden. Bijdr. Dierk. Amsterdam, Bd. 4.*

1889. **Apstein, C.,** *Bau und Funktion der Spinndrüsen der Araneida. Arch. Nat., Jahrg. 55, Bd. 1.*

1889. **Kowalewsky, A.,** *Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl., Bd. 9.*

1890. **Warburton, C.,** *The spinning apparatus of geometric spiders. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 31.*

1891. **Sturany, R.,** *Die Coxaldrüsen der Arachnoideen. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. 9.*

1892. **Kowalewsky, A.,** *Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Congr. intern. Zool. Moscou.*

1892. **Lebedinsky, J.,** *Die Entwickelung der Coxaldrüse bei Phalangidium. Zool. Anz., Bd. 15.*

1893. **Bernard, H.,** *The coxal glands of Scorpio. Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 12.*

1893. **Bertkau, Ph.,** *Ueber den Bau der Giftdrüse einheimischer Spinnen. Verh. Nat. Ver. Bonn, Jahrg. 49.*

1895. **Adensamer, Th.,** *Die Coxaldrüse von Thelyphonus caudatus. Zool. Anz., Bd. 18.*

1895. **Jaworowsky, A.,** *Die Entwickelung des Spinnapparates bei Trochosa singoriensis Laxm. Jenaische Zeitschr., Bd. 30.*

1897. **Kowalewsky, A.,** *Une nouvelle glande lymphatique chez le Scorpion d'Europe. Mém. Acad. Pétersbourg, (8), T. 5.*

1899. **Apstein, C.,** *Bau und Funktion der Spinndrüsen der Araneiden. Dissert. Berlin.*

1901. **Dahl, F.,** *Ueber den Wert des Cribellums und Calamistrums. Sitz.-Ber. Nat. Fr. Berlin 1901.*

1902. **Sig Thor, T.,** *Eigenartige, bisher unbekannte Drüsen bei einzelnen Hydrachnidenformen. Zool. Anz., Bd. 25.*

1902. — *Untersuchungen über die Haut verschiedener dickhäutiger Acarina. Arb. Inst. Wien, Bd. 14.*

1903. **Bruntz, L.,** *Sur l'existence d'organes phagocytaires chez les Phalangides. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 55.*

1903. **Davydoff, C.,** *Sur les organes excréteurs et la phagocytose éliminatrice chez le Thelyphonus de Java. Bull. Ac. St. Pétersbourg, T. 18.*

1903. **Thon, K.,** *Die neuen Exkretionsorgane bei der Hydrachnidenfamilie Limnocharidae Kr. Verh. Deutsch. Zool. Ges., Vers. 13.*

1904. **Bruntz, L.,** *Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol., T. 20.*

1905. **Bordas, L.,** *Recherches anatomiques, histologiques et physiologiques sur les glandes venimeuses ou glandes des chélicères des Malmignattes (Latrodectes 13-guttatus Rossi). Ann. Sc. nat., (9), T. 7.*

1905. **Loman, J.,** *Ein farbiges Hautsekret bei den Opilioniden. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 22.*

1905. **Thon, K.**, *Neue Exkretionsorgane bei der Hydrachnidenfamilie Limnocharidae Kramer. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 79.*
1905. — *Ueber die Coxaldrüse bei Holothyriden. Zool. Anz., Bd. 28.*
1905. **With, C.**, *On Chelonethi, chiefly from the Australian region, in the collect. of the Brit. Mus., with observations on the „coxal sac" and on some cases of abnormal segmentation. Ann. Mag. nat. Hist., (7), Bd. 15.*
1906. **Nordenskiöld, E.**, *Ein eigenartiges Drüsensystem bei Ixodes. Zool. Anz., Bd. 30.*
1907. **Schwangart, F.**, *Beiträge zur Morphologie und Systematik der Opilioniden. 1. Ueber das Integument der Troguloidae. Zool. Anz., Bd. 31.*
1908. **Montgomery, Th.**, *On the morphology of the excretory organs of Metazoa: a critical review. Proc. Amer. phil. Soc., Vol. 47.*
1908. **Sokoloff, J.**, *Zur Kenntnis der phagocytären Organe von Scorpio indicus. Zool. Anz., Bd. 31.*
1908. **Stevenson, C.**, *On the spinning organs and architecture of Evagrus, a theraphosid Aranead. Biol. Bull., Bd. 15.*
1909. **Faussek, V.**, *Ueber Guaninablagerung bei Spinnen. Zool. Anz., Bd. 35.*
1909. **Petrunkewitch, A.**, *Latrodectus — the poison spider. Scient. Amer., Vol. 100.*
1910. **Elmassian, M.**, *Sur les glandes salivaires chez quelques espèces de Tiques. Arch. Zool. expér., (5), T. 5.*
1910. **Fredericq, L.**, *Die Sekretion von Schutz- und Nutzstoffen. Wintersteins Handb. vergl. Physiol., Bd. 2, Lief. 4.*
1910. **Kollmann, M.**, *Notes sur les fonctions de la glande lymphatique des Scorpionides. Bull. Soc. Zool. France, T. 35.*
1911. **v. Künssberg, A.**, *Eine Antikoagulindrüse bei Zecken. Zool. Anz., Bd. 38.*

Darm.

1855. **Blanchard, E.**, *Des fonctions du foie chez les Arachnides. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 51.*
1876. **Plateau, F.**, *Notes sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Phalangides. Bull. Ac. r. sc. Belgique, (2), T. 42.*
1877. — *Recherches sur la structure de l'appareil digestif et sur les phénomènes de la digestion chez les Aranëides dipneumones. Bull. Ac. Belg., (2), T. 44.*
1884. **Bertkau, Ph.**, *Ueber den Bau und die Funktion der sogenannten Leber bei den Spinnen. Arch. mikr. Anat., Bd. 23.*
1884. **Mc Leod. J.**, *La structure de l'intestin antérieur des Arachnides. Bull. Acad. R. Sc. Belgique, (3), T. 8.*
1885. **Bertkau, Ph.**, *Ueber den Verdauungsapparat der Spinnen. Arch. mikr. Anat., Bd. 24.*
1887. **Loman, J.**, *Ueber die morphologische Bedeutung der sogenannten Malpighischen Gefäße der echten Spinnen. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver., (2), Deel 1.*
1893. **Bernard, H.**, *Notes on some digestive processes in Arachnids. Journ. R. micr. Soc., 1893.*
1907. **Bordas, L.**, *Considérations générales sur le tube digestif des Scorpions (Buthus europaeus L.). Bull. Soc. Zool. France, T. 32.*
1908. **Guieysse, B.**, *Etude des organes digestifs chez le Scorpion. Arch. Anat. micr. Paris, T. 10.*
1908. **Nuttal, G.**, and **Strickland, C.**, *On the presence of an anticoagulin in the salivary glands and intestines of Argus persicus. Parasitology, Vol. 1.*
1910. **Blanc, G.**, *Sur la terminaison du tube digestif des Ixodidae. Bull. Soc. Zool. France, T. 35.*

Nervensystem.

1887. **Saint Remy, G.**, *Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Arch. Zool. expér., (2), T. 5bis Suppl.*
1888. — *Recherches sur le cerveau des Phalangides. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 106.*
1888. — *Recherches sur le cerveau des Araneides. Ibid., T. 107.*
1893. **Viallanes, H.**, *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes de sens des animaux articulés. Ann. Sc. nat., (7), T. 14.*
1901. **Police, G.**, *Ricerche sul sistema nervoso dell' Euscorpius italicus. Atti Acc. Napol. Sc. fis. mat., (2), Vol. 10.*
1902. — *Sui centri nervosi sottointestinali dell' Euscorpius italicus. Boll. Soc. nat. Napoli, (1), Vol. 15.*
1903. — *Il nervo del cuore nello Scorpione. Ibid., (1), Vol. 16.*
1903. — *Sul sistema nervoso stomatogastrico dello Scorpione. Arch. zool. Ital., Vol. 1.*

1904. **Mc Clendon, J.**, *On the anatomy and embryology of the nervous system of the Scorpion. Biol. Bull., Vol. 8.*
1904. **Haller, B.**, *Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. mikr. Anat., Bd. 65.*
1905. **Police, G.**, *Sui centri nervosi dei cheliceri e del rostro nello Scorpione. Boll. Soc. nat. Napoli, (1), Vol. 18.*
1908. **Maglio, C.**, *Sulla presunta rete nervosa periferica degli Idracnidi. Monit. Zool. Ital., Vol. 19.*
1911. **Janeck, R.**, *Das Gehirn und Bauchmark der Spinnen. Verh. Ges. Deutsch. Nat. Aerzte, 82. Vers., Königsberg.*
1912. **Haller, B.**, *Ueber das Zentralnervensystem des Skorpions und der Spinnen. Ein 2. Beitrag zur Stammesgeschichte der Arachnoidea. Arch. mikr. Anat., Bd. 79, Abt. 1.*

Sinnesorgane.

1879. **Grenacher, H.**, *Untersuchungen über die Sehorgane der Arthropoden. Göttingen.*
1880. **Graber, V.**, *Ueber das unicorneale Tracheatenauge. Arch. mikr. Anat., Bd. 17.*
1880. **Haller, G.**, *Acarinologisches. III. Ueber das mutmaßliche Gehörorgan der Acariden. Arch. Nat., Jahrg. 46, Bd. 1.*
1881. — *Vorläufige Bemerkungen über das Gehörorgan der Ixodiden. Zool. Anz., Bd. 4.*
1882. — *Sinnesborsten der Hydrachniden. Arch. Nat., Jahrg. 48, Bd. 1.*
1883. **Lankester, E. R.**, and **Bourne, A.**, *The minute structure of the lateral and the central eyes of Scorpio and of Limulus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 23.*
1885. **Bertkau, Ph.**, *Ueber die einfachen Augen der Spinnen. Verh. nat.-hist. Ver. preuß. Rheinlde., Jahrg. 42.*
1885. — *Ueber den Bau der Augen und ein als Gehörorgan gedeutetes Sinnesorgan bei den Spinnen. Ibid.*
1885. **Dahl, Fr.**, *Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen. Arch. mikr. Anat., Bd. 24.*
1886. **Bertkau, Ph.**, *Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Spinnen. 1. Die Augen der Spinnen. Arch. mikr. Anat., Bd. 27.*
1887. **Mark, E.**, *Simple eyes in Arthropods. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. Coll. Cambridge, Vol. 13.*
1887. **Parker, G.**, *The eyes in Scorpions. Ibid.*
1889. **Carrière, J.**, *Bau und Entwickelung des Auges der 10-füßigen Crustaceen und Arachniden. Biol. Centralbl., Bd. 9.*
1890. **Gaubert, P.**, *Les fentes sur le cephalothorax des Aranëides et du Chelifer. C. R. Soc. philom. Paris, 1890.*
1891. — *Sur un nouvel organe de sens et sur les raquettes coxales des Galéodes. Bull. Soc. Zool. France, T. 16.*
1891. **Kishinouye, K.**, *The lateral eyes of Spiders. Zool. Anz., Bd. 14.*
1892. **Gaubert, P.**, *Recherches sur les organes des sens et sur les systèmes tégumentaires, glandulaires et musculaires des appendices des Arachnides. Ann. Sc. nat., (7), T. 13.*
1893. **Bernard, H.**, *On the terminal organ of the pedipalpi of Galeodes and the discovery of a homologous organ on the pedipalp of Phrynus. Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 11.*
1893. **Bertkau, Ph.**, *Ueber Sinnesorgane in den Tastern und dem ersten Beinpaar der Solpugiden. Zool. Anz., Bd. 15.*
1894. **Bernard, H.**, *Lateral eyes in the Galeodidae. Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 13.*
1894. **Purcell, F.**, *Der Bau des Phalangidenauges. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 58.*
1899. **Hentschel, E.**, *Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 12.*
1901. **Hesse, R.**, *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 70.*
1902. — *VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ibid., Bd. 72.*
1905. **Lang, P.**, *Ueber den Bau der Hydrachnidenaugen. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 21.*
1907. **Widmann, E.**, *Der feinere Bau der Augen einiger Spinnen. Zool. Anz., Bd. 31.*
1908. **Nuttal, G., Cooper, W.**, and **Robinson, L.**, *On the structure of Haller's organ in the Ixodidae. Parasitology, Vol. 1.*
1908. **Police, G.**, *Sugli occhi dello Scorpione. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 25.*
1908. **Rühlemann, H.**, *Ueber Fächerorgane, sogenannte Malleoli oder raquettes coxales des 4. Beinpaares der Solpugiden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 91.*
1908. **Schröder, O.**, *Die Sinnesorgane der Skorpionskämme. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90.*
1908. **Widmann, E.**, *Ueber den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 90.*
1911. **M'Indoo, N.**, *The lyriform organs and tactile hairs of Araneads. Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 63.*
1912. **Scheuring, L.**, *Ueber ein neues Sinnesorgan bei Heterometrus longimanus Hbst. Zool. Anz., Bd. 40.*

Zirkulationssystem.

1849. **Blanchard**, *L'appareil circulatoire et les organes respiratoires dans les Arachnides. Ann. Sc. nat., (6), T. 7.*
1863. **Claparède, E.**, *Études sur la circulation du sang chez les Araignées du genre Lycosa. Mém. Soc. phys. Hist. nat. Genève, T. 17.*
1888. **Winkler, W.**, *Das Herz der Acarinen nebst vergleichenden Bemerkungen über das Herz der Phalangiden und Chernetiden. Arbeit. Inst. Wien, Bd. 7.*
1891. **Schneider, A.**, *Sur les appareils circulatoires et respiratoires de quelques Arthropodes. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 113.*
1892. **Causard, M.**, *Sur la circulation du sang chez les jeunes Araignées. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 114. (Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 9, 1893.)*
1893. — *Sur l'appareil circulatoire de la Mygale caementaria. Ibid., T. 116.*
1893. **Wagner, J.**, *Etude sur l'activité du coeur chez les Araignées. Ann. Sc. nat., (7), T. 15.*
1896. **Causard, M.**, *Recherches sur l'appareil circulatoire des Aranéides. Bull. Sc. France, Belg., T. 29.*
1909. **Pesker, D.**, *Zur Frage von den Cardiocölomöffnungen bei den Arachnoiden. Zool. Anz., Bd. 34.*
1911. **Petrunkewitsch, A.**, *Ueber die Zirkulationsorgane von Lycosa caroliniensis Walck. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 31.*

Respirationssystem.

1849. **Leuckart, E.**, *Ueber den Bau und die Bedeutung der sogenannten Lungen bei den Arachniden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 1.*
1872. **Bertkau, Ph.**, *Ueber die Respirationsorgane der Araneen. Diss. Bonn.*
1880. **Mc Leod, J.**, *La structure des Trachées et la circulation péritrachéenne. Mém. cour. Bruxelles, 1880.*
1881. **Lankester, E. R.**, *Limulus an Arachnid. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 21.*
1884. **Mc Leod, J.**, *Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des Arachnides. Arch. Biol., T. 5.*
1885. **Lankester, E. R.**, *A new hypothesis as to the relationship of the lung-book of Scorpio to the gill-book of Limulus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 25.*
1886. **Plateau, F.**, *De l'absence de mouvements respiratoires perceptibles chez les Arachnides. Arch. Biol., T. 7.*
1892. **Laurie, M.**, *On the development of the lung-books in Scorpio fulvipes. Zool. Anz., Bd. 15.*
1893. **Bernard, H.**, *The stigmata of the Arachnida as a clue to their ancestry. Nature, Vol. 49.*
1894. — *Vestigal stigmata in the Arachnida. Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 14.*
1894. **Jaworowski, A.**, *Die Entwickelung der sogenannten Lungen bei den Arachniden und speziell bei Trochosa singoriensis. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 58.*
1894. **Simons, O.**, *Development of the lungs of Spiders. Amer. Journ. Sc., Vol. 48.*
1895. **Purcell, F.**, *Note on the development of the lungs, entapophyses, Tracheae and genital ducts in Spiders. Zool. Anz., Bd. 18.*
1896. **Loman, J.**, *On the secondary spiracles on the legs of Opilionidae. Zool. Anz., Bd. 19.*
1897. **Jaworowski, A.**, *Zu meiner Extremitäten- und Kiementheorie bei den Arthropoden. Ibid., Bd. 20.*
1902. **Lamy, E.**, *Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées. Ann. Sc. nat., (8), T. 15.*
1902. **Schtschelkanowzeff, J.**, *Ueber den Bau der Respirationsorgane bei den Pseudoskorpionen. Zool. Anz., Bd. 25.*
1905. **Thon, P.**, *Neue Luftorgane bei Milben. Ibid., Bd. 28.*
1906. **Oudemans, A.**, *Das Tracheensystem der Labidostomidae und eine neue Klassifikation der Acari. Ibid., Bd. 29.*
1906. — *Ueber Genitaltracheen bei Chernetiden und Acari. Ibid., Bd. 30.*
1908. **Nuttal, G., Cooper, W.**, and **Robinson, L.**, *On the structure of the spiracles of a Tick, Haemophysalis punctata. Parasitology, Vol. 1.*
1909. **Montgomery, Th.**, *On the spinnerets, cribellum, colulus, tracheae and lung books of Araneads. Proc. Acad. nat. Sc., Philadelphia, Vol. 61.*
1909. **Janeck, R.**, *Die Entwickelung der Blättertracheen und der Tracheen bei den Spinnen. Jenaische Zeitschr., Bd. 44.*
1909. **Purcell, F.**, *Development and origin of the respiratory organs in Araneae. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 54.*

1910. **Janeck, R.**, *Die Entwickelung der Thoracalbeine bei den Spinnen. Jen. Zeitschr., Bd. 46.*
1910. **Purcell, F.**, *The Phylogeny of the tracheae in Araneae. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 54.*
1912. **Ivanic, M.**, *Ueber die Lungenentwickelung bei dipneumonen Araneinen. Zool. Anz., Bd. 50.*

Geschlechtsorgane.

1875. **Bertkau, Ph.**, *Ueber den Generationsapparat der Araneiden. Arch. Nat., Jahrg. 41, Bd. 1.*
1877. — *Ueber die Uebertragungsorgane und die Spermatozoen der Spinnen. Verh. naturhist. Ver. preuß. Rheinlde., 1877.*
1880. **Blanc, H.**, *Anatomie et physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangides. Diss. Freiburg.*
1880. **de Graaf, H.**, *Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues der Geschlechtsorgane der Phalangiden. Zool. Anz., Bd. 3.*
1882. **Karpinski, A.**, *Ueber den Bau des männlichen Tasters und den Mechanismus der Begattung bei Dictyna benigna Walck. Biol. Centralbl., Bd. 1.*
1883. **Campbell, F.**, *On the pairing of Tegenaria guyonii Guer., with a description of certain organs in the abdominal sexual region of the male. Journ. Linn. Soc., Zool., Vol. 17.*
1890. **Narayanan, M.**, *Notes on the anatomy of Scorpions. 1. External sexual characters. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 30.*
1892. **Birula, A.**, *Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues der Geschlechtsorgane bei den Galeodiden. Biol. Centralbl., Bd. 12 (auch in: Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 9).*
1892. **Michael, A.**, *On the variations in the anatomy of the Gamasinae, especially in that of the genital organs, and on their mode of coition. Trans. Linn. Soc., London, (2), Zool., Vol. 5.*
1898. **Schtschelkanowzew, J.**, *Bau der weiblichen Genitalorgane der Pseudoskorpione. Nachr. Ges. Fr. Nat. Moskau, Bd. 86.*
1900. **Thon, K.**, *Ueber die Kopulationsorgane der Hydrachnidengattung Arrhenurus. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1900.*
1902. **Börner, C.**, *Arachnologische Studien. IV. Die Genitalorgane der Pedipalpen. Zool. Anz., Bd. 26.*
1902. **Dahl, F.**, *Ueber abgebrochene Kopulationsorgane männlicher Spinnen im Körper der Weibchen. Sitz.-Ber. nat. Fr. Berlin, 1902.*
1905. **Järvi, T.**, *Zur Morphologie der Vaginalorgane einiger Lycosiden. Festschr. Palmén. Helsingfors.*
1905. **Thon, K.**, *Ueber die Sekretion in der weiblichen Gonade der Hydrachniden. Biol. Centralbl., Bd. 25.*
1907. **Bonnet, A.**, *Sur les organes génitaux mâles et la spermato-genèse chez les Ixodes. C. R. Ass. fr. Avanc. Sc., Sess. 35.*
1908. **Järvi, T.**, *Ueber die Vaginalsysteme der Lycosiden. Zool. Anz., Bd. 32.*
1908. **Kraepelin, K.**, *Die sekundären Geschlechtscharaktere der Skorpione, Pedipalpen und Solifugen. Jahrb. Hamburg. Wiss. Anat., Bd. 25, Beitr. 2.*
1909. **Howard, C.**, *A note on the copulation of ticks. Annales South Afr. Mus., Vol. 1.*
1910. **Comstock, J.**, *The palpi of male spiders. Ann. entom. Soc. Amer., Vol. 3.*
1910. **Engelhardt, V.**, *Beiträge zur Kenntnis der weiblichen Kopulationsorgane einiger Spinnen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 96.*
1910. **Schtschelkanowzew, J.**, *Der Bau der männlichen Geschlechtsorgane von Chelifer und Chernes. Festschr. Richard Hertwig, Bd. 2.*
1911. **Gerhardt, U.**, *Studien über die Kopulation einheimischer Epeiriden. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 31.*
1911. **Petrunkewitsch, A.**, *Sense of sight, courtship and mating in Dugesiella hentzi (Girard), a Theraphosid spider from Texas. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 31.*
1912. **Järvi, T.**, *Das Vaginalsystem der Sparassiden. Eine morphologische, systematische und zoogeographische Studie über eine Spinnenfamilie. I. Allgemeiner Teil. Dissert. Helsingfors.*

Ontogenie.

Scorpionidea.

1871. **Metschnikoff, E.**, *Embryologie des Skorpions. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 21.*
1886. **Kowalewsky, A.**, und **Schulgin, M.**, *Zur Entwickelungsgeschichte des Skorpions (Androctonus ornatus). Biol. Centralbl., Bd. 6.*
1890. **Laurie, M.**, *The embryology of a Scorpion (Euscorpius italicus). Quart. Journ micr. Sc., Vol. 31.*
1891. — *The embryology of the Scorpion. Ibid., Vol. 32.*

1895. **Brauer, A.**, *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte des Skorpions. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 59.*
1903. **Poljansky, J.**, *Zur Embryologie des Skorpions. Zool. Anz., Bd. 27.*
1907. **Pereyaslawzewa, S.**, *Développement du Scorpion. Ann. Sc. nat., (9), T. 6.*

Solpugidea.

1887. **Croneberg, A.**, *Ueber ein Entwickelungsstadium von Galeodes. Zool. Anz., Bd. 10.*
1904. **Heymons, R.**, *Ueber die Entwickelungsgeschichte und Morphologie der Solifugen. Kongr. intern. Zool., 6. Bern 1904.*
1904. — *Die flügelförmigen Organe (Lateralorgane) der Solifugen und ihre Bedeutung. Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Berlin, Bd. 8.*

Pseudoscorpionidea.

1871. **Metschnikoff, E.**, *Entwickelungsgeschichte des Chelifer. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 21.*
1871. **Stecker, A.**, *Die Entwickelung der Chthonius-Eier im Mutterleibe und die Bildung des Blastoderms. Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss.*
1891. **Bertkau, Ph.**, *Zur Entwickelung der Pseudoskorpione. Verh. nat.-hist. Ver. preuß. Rheinlde., 1891.*
1892. **Vejdowsky, F.**, *Sur la question de la segmentation de l'œuf et la formation du blastoderme des Pseudoscorpionides. Congr. intern. Zool., 2. Sess., Moscou.*
1896. **Barrois, J.**, *Mémoire sur le développement des Chelifer. Revue suisse Zool., T. 3.*
1896. **Bouvier, E.**, *Sur la ponte et le développement d'un Pseudoscorpionide, le Garypus saxicola Waterh. Bull. Soc. entom. France.*
1897. **Schtschelkanowzew, J.**, *Zur Entwickelungsgeschichte der Pseudoskorpioniden. Mem. Soc. imp. Nat. Moskou, Vol. 86.*

Pedipalpi.

1892. **Strubell, A.**, *Zur Entwickelungsgeschichte der Pedipalpi. Zool. Anz., Bd. 15.*
1897. **Pereyaslawzewa, S.**, *Les premiers stades de développement des Pedipalpes. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 75.*
1901. **Gough, L.**, *The development of Admetus pumilio Koch. Dissert. Basel.*
1901. **Pereyaslawzewa, S.**, *Développement embryonnaire des Phrynes. Ann. Sc. nat., (8), T. 13.*
1902. **Gough, L.**, *The development of Admetus pumilio Koch. A contribution to the embryology of the Pedipalps. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 45.*
1903. **Schimkewitsch, W.**, *Ueber die Entwickelung von Telyphonus caudatus. Zool. Anz., Bd. 26.*
1906. — *Ueber die Entwickelung von Telyphonus caudatus (L.), verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 81.*

Phalangidea.

1872. **Balbiani, G.**, *Mémoires sur le développement des Phalangides. Ann. Sc. nat., (5), T. 16.*
1887. **Henking, H.**, *Untersuchungen über die Entwickelung der Phalangiden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 45.*
1891. **Faussek, V.**, *Zur Embryologie von Phalangium. Zool. Anz., Bd. 14.*

Araneidea[1]).

1873. **Balbiani, G.**, *Mémoire sur le développement des Aranéides. Ann. Sc. nat., (5), T. 18.*
1876. **Ludwig, H.**, *Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 26.*
1878. **Barrois, J.**, *Sur le développement des Araignées. Journ. Anat., Physiol., T. 14.*
1880. **Balfour, F.**, *Notes on the development af the Araneina. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 20.*
1881. **Sabatier, A.**, *Formation du blastoderme chez les Aranéides. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 92.*
1884. **Schimkewitsch, W.**, *Zur Entwickelungsgeschichte der Araneen. Zool. Anz., Bd. 7.*
1886. **Locy, W.**, *Observations on the development of Agelena naevia. Bull. Mus. Zool. Harw. Coll., Vol. 12.*
1887. **Morin, J.**, *Zur Entwickelungsgeschichte der Spinnen. Biol. Centralbl., Bd. 6.*
1887. **Schimkewitsch, W.**, *Ueber die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten. Zool. Anz., Bd. 14.*
1887. — *Etude sur le développement des Araignées. Arch. Biol., T. 6.*

1) S. a. u. Anatomie: 1910 Hamburger, S. 341.

1891. **Kishinouye, K.,** *On the development of Araneina. Journ. Coll. Sc. Univ. Japan, Tokio, Vol. 4.*
1894. — *Note on the coelomic cavity of the Spiders. Ibid., Vol. 6.*
1903. **Pappenheim, P.,** *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte von Dolomedes fimbriatus Clerck. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 74.*
1906. **Strand, E.,** *Studien über Bau u. Entwickelung der Spinnen. Zeitw. wiss. Zool., Bd. 80.*
1908. **Montgomery, Th.,** *On the maturation mitoses and fertilization of the egg of Theridium. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 25.*
1908. **Wallstabe, P.,** *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Araneinen. Die Entwickelung der äußeren Form und Segmentierung. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 26.*
1909. **Kautzsch, G.,** *Ueber die Entwickelung von Agelena labyrinthica Clerck. Ibid., Bd. 28.*
1909. **Lambert,** *History of the procephalic lobes of Epeira cinerea. Journ. Morph., Vol. 20.*
1909. **Montgomery, Th.,** *The development of Theridium, an Aranead, up to the stage of reversion. Ibid.*
1910. **Kautzsch, G.,** *Ueber die Entwickelung von Agelena labyrinthica Clerck. Zool. Anz., Bd. 35, sowie Zool. Jahrb., Anat., Bd. 30.*

Acarina[1]).

1892. **Wagner, J.,** *Zur Entwickelungsgeschichte der Milben. Zool. Anz., Bd. 15.*
1893. **Kramer, P.,** *Ueber die verschiedenen Typen der 6-füßigen Larven bei den Süßwassermilben. Arch. Nat., Jahrg. 59, Bd. 1.*
1894. **Wagner, J.,** *Die Embryonalentwickelung von Ixodes calcaratus Bir. Arb. Zool. Lab., Univ. Pétersbourg, No. 5. (Deutsches Résumé.)*
1897. **Jourdin, S.,** *Sur le développement du Trombidium holosericum. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 125.*
1903. **Bonnet, A.,** *Sur le développement postembryonnaire des Ixodes. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 137.*
1903. **Reuter, E.,** *Die hypopiale Nymphe von Falculifer rostratus (Buchh.) als Endoparasit der Taube. Meddel. Soc. Fauna Flora Fennica, Heft 30.*
1904. **Trouessart, E.,** *Sur la coexistence de deux formes d'hypope dans une même espèce chez les Acariens du genre Trichotarsus. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 56.*
1904. — *Deuxième note sur les hypopes du genre Trichotarsus. Ibid.*
1907. **Reuter, E.,** *Ueber die Eibildung bei der Milbe Pediculopsis graminum. Festschr. Palmén. Helsingfors.*
1909. **Nordenskiöld, E.,** *Zur Spermatogenese von Ixodes reduvius. Zool. Anz., Bd. 34.*
1910. — *Zur Ovogenese und Entwickelungsgeschichte von Ixodes reduvius. Ibid., Bd. 35.*

1) S. a. u. Anatomie: 1909 Reuter, S. 341.

Inhaltsverzeichnis.

III. Unterstamm oder Subphylum: **Arthropoda tracheata.**

Tracheenatmer. Landbewohner. Atmung durch Röhrentracheen.

IV. Hauptklasse: **Protracheata (Onychophora).**

Von

Dr. **Marie Daiber,** Zürich.

Mit 19 Figuren im Text.

Systematischer Ueberblick[1].

Körper wurmförmig. Ein Paar präorale Fühler am Kopfende. In der Mundhöhle ein Paar hornige Kiefer, zu Seiten des Mundes Oralpapillen (Schleimpapillen). Zahlreiche, kurze, fast stummelförmige Beinpaare. Atmen durch Röhrentracheen, deren äußere Oeffnungen über den ganzen Körper zerstreut sind. Mit zahlreichen, segmental angeordneten Cölomoduktpaaren. Mit Coxaldrüsen an den Beinen. Herz ein gestrecktes Rückengefäß mit zahlreichen Ostienpaaren.

Lichtscheue Tiere, die sich am Lande an feuchten Orten, unter der Rinde alter Bäume, unter Steinen usw. aufhalten.

Fam. Peripatidae. Geschlechtsöffnung zwischen dem vorletzten Beinpaar. Receptaculum seminis und Receptaculum ovorum vorhanden. Peripatus. Eoperipatus. (Peripatus edwardsii, Venezuela, verwandte Arten von den Westindischen Inseln. Eoperipatus sumatranus, verwandte Arten von Hinterindien.) Fam. Peripatopsidae. Geschlechtsöffnung zwischen oder hinter dem letzten Beinpaar. Receptaculum seminis meist vorhanden, Recept. ovorum stets fehlend. Peripatopsis, Ooperipatus, Peripatoides, Opisthopatus, Paraperipatus. (Peripatopsis capensis, an den waldigen Abhängen des Tafelgebirges, Kap der guten Hoffnung. Ooperipatus oviparus, eierlegende Form, Australien, Neuseeland. Peripatoides novaezealandiae, Paraperipatus novae-britanniae.)

1) Vor der in den letzten 10—20 Jahren erfolgten Entdeckung zahlreicher neuer Protracheatenarten waren sämtliche bis dahin bekannt gewordene Formen in einem einzigen Genus — Peripatus — vereinigt worden. Die Bezeichnung „Peripatus" wird daher auch heute noch häufig in einem Sinne gebraucht, der mit Protracheaten (Onychophoren) überhaupt gleichbedeutend ist. — (Nach der Ansicht SEDGWICKS [1908] würde man auch jetzt noch von der Unterscheidung verschiedener Genera am besten absehen und die zahlreichen, bis dahin bekannt gewordenen Arten nach deren geographischem Vorkommen in Gruppen zusammenfassen und benennen [Capo-peripatus, Neo-peripatus usw.], in der Meinung, daß es sich um Arten handelt, die von einer einzigen, über weites Gebiet verbreiteten, in hohem Maße variablen Art abstammen.)

I. Anatomie.

Die genauere Kenntnis der Organisation der Protracheaten ist deshalb von der größten Wichtigkeit. weil dieselben unzweideutige Annelidencharaktere mit unzweideutigen Tracheatencharakteren vereinigen. Von allen lebenden Arthropoden dürfte „Peripatus" noch am meisten die ursprüngliche Organisation der Vorfahren der Tracheaten beibehalten haben.

Körperstamm. Der weichhäutige Körper ist gestreckt und erinnert in seinem Habitus auffallend an gewisse Anneliden, z. B. Hesione. Der Körperstamm ist leicht dorso-ventral abgeplattet, mit gewölbter Rückenseite und ziemlich flacher Bauchseite. Die Haut ist quergeringelt. Eine Segmentierung wird äußerlich am Körper nur durch die Fußstummel angedeutet. Der Kopf erscheint vom Rumpfe ziemlich deutlich abgesetzt. Ueber den ganzen Körper zerstreut finden sich warzenförmige Papillen, von denen jede an ihrer Spitze einen hohlen Stachel trägt. Am Kopfe liegt jederseits auf dem Rücken ein Auge, auf der Bauchseite der mediane Mund. Der After liegt terminal am hinteren Körperende.

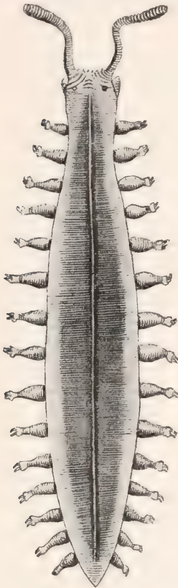


Fig. 1.

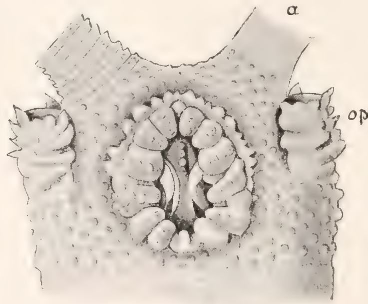


Fig. 2.

Fig. 1. **Peripatus novae-zealandiae.** Nach Sedgwick 1888.
Fig. 2. **Peripatus edwardsii,** Kopf von der Unterseite. *a* Basalteile der Antennen, *op* Oralpapillen. Man sieht die den Eingang zur Mundhöhle umstellenden Papillen und in der Mundhöhle die Kiefer. Nach Sedgwick 1888.

Extremitäten. Das Kopfende trägt dorsalwärts zwei geringelte, ziemlich schlanke Antennen. In der Mundhöhle liegt jederseits ein sichelförmiger Kiefer, der aus zwei, an ihrer inneren scharfen Kante bezahnten Chitinplatten besteht. Rechts und links vom Munde erhebt sich ein kurzer, geringelter, mit Papillen besetzter Fortsatz. den man als Mundpapille oder Schleimpapille bezeichnet. Der Rumpf trägt eine bei den verschiedenen Arten verschiedene (14—43) Anzahl von gleichartigen Extremitätenpaaren. Diese Extremitäten sitzen dem

Körperstamm seitlich da auf, wo die gewölbte Rückenseite in die flache Bauchseite umbiegt. Jede Extremität ist stummelförmig, mit Querreihen von Papillen besetzt, welche ihr ein geringeltes Aussehen verleihen, und zerfällt in zwei Teile, ein größeres, proximales konisches Bein und einen viel kleineren, schmächtigen, distalen Fuß, der an seinem Ende zwei Chitinkrallen trägt.

Haut. Das Körperepithel, die Epidermis (bei den Arthropoden häufig als Hypodermis bezeichnet), ist außen von einer zarten Chitincuticula bedeckt. Die Stacheln auf den Papillen und Haken an den Füßen gehören ebenfalls zu den von der Epidermis ausgeschiedenen Cuticularbildungen. In die Stacheln treten die Fortsätze von Sinneszellen (modifizierte Epidermiszellen). Sie werden daher auch als Taststacheln bezeichnet. Unter der Epidermis liegt eine eigentümliche, aus in verschiedenen Richtungen verlaufenden Fasern gebildete Subepithelialschicht bindegewebiger Natur (Cutis).

Muskulatur (Fig. 3). Die Protracheaten besitzen einen stark entwickelten Hautmuskelschlauch, der von außen nach innen aus folgenden Schichten besteht: 1) eine Ringfaserschicht,

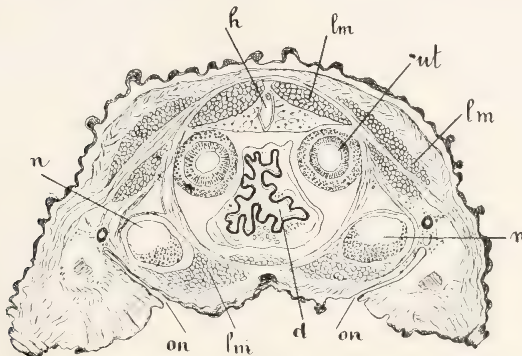


Fig. 3. **Querschnitt durch das letzte Körpersegment eines weiblichen Peripatus edwardsii.** *d* Darm, *h* Herz (kontraktiles Rückengefäß), *lm* Längsmuskeln, *n* Längsstämme des Nervensystems, *on* äußere Oeffnung der „Nephridien", *ut* Uterus. Nach Gaffron 1885.

2) eine doppelte Schicht sich kreuzender Diagonalfasern, 3) eine mächtige Längsfaserschicht, die aus verschiedenen Bündeln besteht, deren Anordnung auf dem Querschnitt des Körpers die Fig. 3 erläutert. Zu diesen Schichten kommen noch zahlreiche sagittale oder transversale Muskelfasern hinzu, welche den dorsoventralen oder transversalen Muskelfasern der Anneliden entsprechen. Ein Teil dieser Fasern verläuft so durch die Leibeshöhle, daß dieselbe in eine mediane und zwei seitliche Abteilungen getrennt wird, von denen die erstere das Herz, den Darm, die Geschlechtsorgane, die letzteren die Längsstämme des Nervensystems und die Segmentalorgane bergen. Die Muskulatur der Extremitäten wird vorzugsweise von der Diagonalfaserschicht und von

der Sagittalmuskulatur geliefert. Besondere Muskeln dienen zur Bewegung der Fußkrallen, der Kiefer usw.

Sämtliche Muskelfasern von Peripatus entbehren der Querstreifung.

(Die Angabe Balfours [1883], wonach den Kiefermuskeln eine Querstreifung zukommt, scheint nach den Ergebnissen einer eigens auf diesen Punkt gerichteten Untersuchung [Camerano 1897] auf irrtümlicher Interpretation der im Kontraktionszustand häufig gerippt erscheinenden Außenbegrenzung der Muskelfasern zu beruhen.)

Der Darmkanal (Fig. 4 u. 11) durchzieht den Körper in ziemlich gestrecktem Verlaufe. Er zerfällt in folgende Abschnitte: Mundhöhle, Pharynx, Oesophagus, Mittel- oder Magendarm und Rectum. Die Mundhöhle, in deren Grunde erst der eigentliche Mund liegt, kommt ontogenetisch dadurch zustande, daß eine Reihe von den Mund umstellenden Papillen miteinander verwachsen, dabei die Kiefer einschließen und so um den Mund herum einen ringförmigen Wall bilden. Vor dem Mund, innerhalb der Mundhöhle, liegt ein medianer Wulst, die Zunge. An der hinteren Uebergangsstelle der Mundhöhle in den Pharynx, d. h. am hinteren Mundrand, findet sich eine nach hinten gerichtete Ausbuchtung, in welche der unpaare Endteil von zwei Speicheldrüsen einmündet, welche als lange, einen großen Teil des Körpers der Länge nach durchziehende Schläuche in den seitlichen Abteilungen der Leibeshöhle liegen. An ihrem vordersten Ende, nahe der Umbiegung gegen den gemeinsamen Endabschnitt zu, besitzt jede Speicheldrüse einen blindsackartigen, blasenförmigen Anhang. Der Pharynx, der bis in die Gegend zwischen dem ersten und zweiten Beinpaar reicht, besitzt eine sehr dicke Muskelwand, sein Lumen ist auf dem Querschnitt Y-förmig. Der Oesophagus ist kurz. Seine aus einer äußeren Längs- und inneren Ringmuskulatur bestehende Muskelwandung ist viel dünner als am Pharynx. Der Magendarm erstreckt sich von der Gegend des zweiten Beinpaares bis gegen das hinterste Körperende. Seine Wand ist gefaltet, die Muskelschicht (äußere Ring-, innere Längsmuskeln) äußerst dünn. Nirgends ist er durch Mesenterien an der Leibeswand befestigt. Das vom Mitteldarm deutlich abgesetzte Rectum ist beträchtlich enger, mit ziemlich gut entwickelter Muskelwand.

Ein Endothel („Peritonealepithel" Gaffrons) überzieht die äußere Muskelwand des Darmkanals und die übrigen in der Leibeshöhle liegenden oder sie begrenzenden Organe.

Diese mesodermale Bekleidung der verschiedenen Organe darf jedoch nicht als Peritoneum oder Cölomepithel betrachtet werden, sie kommt vielmehr durch aufgelagerte Bindegewebszellen zustande.

Das Nervensystem der Protracheaten (Fig. 5 und 6) besteht aus einem großen vor und über dem Pharynx im Kopfe gelegenen Gehirn (oberen Schlundganglion) und zwei von demselben abgehenden ventralen Längsnervenstämmen, welche weit voneinander entfernt, in den seitlichen Abteilungen der Leibeshöhle den Körper bis zu seinem hinteren Ende durchziehen, und durch zahlreiche Querkommissuren miteinander verbunden sind, von denen auf jedes (einem Extremitätenpaar entsprechende) Körpersegment eine größere Anzahl (9—10 bei Peripatopsis capensis) kommt. Die Längsstämme zeigen

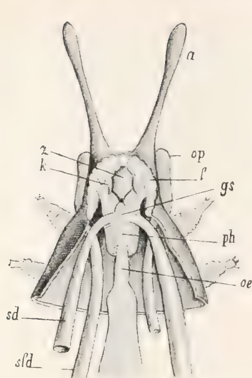


Fig. 4. **Vorderes Körperende von Peripatus capensis,** von der Bauchseite geöffnet. *a* Antenne, *gs* gemeinsames Endstück der beiden Speicheldrüsen, *k* Kiefer, *l* die Mundhöhle umstellende Lippenpapillen, *oe* Oesophagus, *op* Oral- oder Schleimpapillen, *ph* Pharynx, *sd* Speicheldrüsen, *z* Zunge. Nach BALFOUR 1883.

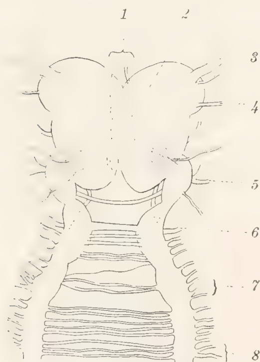


Fig. 5. **Vorderer Teil des Nervensystems von Peripatus jamaicensis,** von der Dorsalseite. *1* sympathische Nerven, *2* Gehirn, *3* Antennennerv, *4* Opticus, *5* Mandibelnerv, *6* Nerv der Oralpapillen, *7* Nerven des ersten, *8* Nerven des zweiten Beinpaares. Nach BOUVIER 1905.

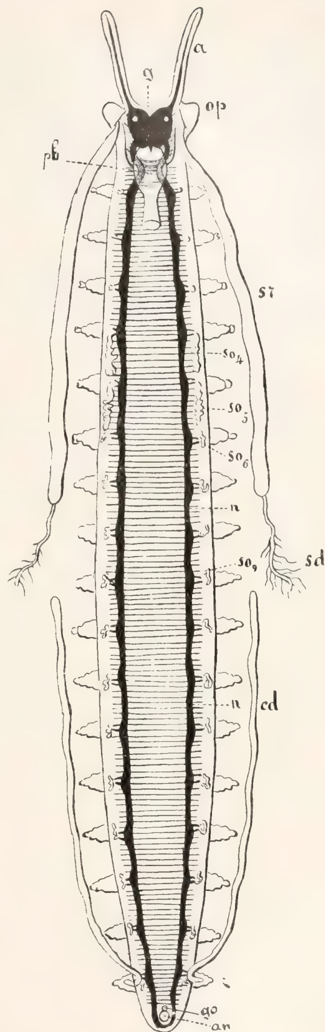


Fig. 6.

Fig. 6. **Anatomie von Peripatus capensis.** Der Darmkanal ist hinter dem Pharynx abgeschnitten und entfernt. *a* Antenne, *an* After, *cd* verlängerte Coxaldrüse des letzten Fußpaares, *g* Gehirn, *go* Geschlechtsöffnung, *n* Längsstamm des Nervensystems, *op* Oral- oder Schleimpapille, *ph* Pharynx, *sd* Schleimdrüse, so_4, so_5, so_6, so_9 „Nephridien", und zwar des 4., 5., 6. und 9. Paares, *sr* zugleich als Schleimreservoir dienender Ausführungsgang der Schleimdrüse. Nach BALFOUR 1883.

segmentale, den Extremitäten entsprechende, aber nur schwache Anschwellungen und sind mit einem kontinuierlichen Ganglienzellbelag versehen. Am hintersten Leibesende gehen sie über dem Rectum ineinander über. An dem Verbindungsstück fehlt der Ganglienzellbelag. In regelmäßigen Abständen, den Querkommissuren ziemlich entsprechend, gehen zahlreiche Nerven von den Längsstämmen in deren ganzem Verlauf ab. Jede Extremität wird von zwei solchen Seitennerven versorgt. Die Nerven für die Kiefer gehen von der Stelle ab, wo die Längsstämme in das Gehirn einmünden, etwas weiter hinten entspringen die Nerven für die Mundpapillen. Vom Gehirn gehen, abgesehen von kleinen Nerven, kräftige Nerven an die Antennen ab. Aus seinem unteren Teile entspringen ferner zwei Nerven, die in die Zunge und in die dorsale Wand des Pharynx verlaufen und sich am Anfangsteil des Oesophagus zu einem unpaaren dorso-medianen Nerven vereinigen. Wir haben es hier mit einem sympatischen Nervensystem zu tun.

Die beiden Augen stimmen in ihrem Bau ziemlich mit dem Alciopidenauge der Chätopoden überein. Sie gehen ontogenetisch aus einer hohlen Einstülpung jederseits des Kopfektoderms am dorsolateralen Rande der Gehirnanlage hervor. Die Einstülpung schließt sich und wird zur Augenblase. Dieselbe ist anfangs von der darunter liegenden Ektodermverdickung (Gehirnanlage) nicht scharf abgegrenzt, schnürt sich jedoch später von derselben ab bis auf eine Verbindungsbrücke, aus welcher der Sehnerv hervorgeht.

Zirkulationssystem. Die Protracheaten besitzen ein den Körper vom ersten bis zum vorletzten Rumpfsegment durchziehendes kontraktiles Rückengefäß oder Herz, das mit paarigen und regelmäßig segmental angeordneten, durch Klappen verschließbaren Ostien ausgestattet ist. Dasselbe liegt, auf seiner Ventralseite in ein dem Fettkörper der Insekten verglichenes Gewebe eingebettet, in einem Pericardialsinus, der von der darunter liegenden Leibeshöhle durch ein horizontales Septum unvollständig getrennt ist. Das aus Endothel und querverlaufenden Muskelfasern gebildete Septum ist nämlich zu beiden Seiten der Mittellinie gitterförmig durchbrochen. An der dorsalen Herzwand verläuft wie bei den Myriapoden ein medianer Längsnerv.

Exkretionsorgane. (Segmentalorgane, Nieren, [„Nephridien“].)

Jedes Rumpfsegment der Protracheaten ist mit einem Paar Segmentalorgane ausgestattet (Fig. 7, 8, 19). Die als Nieren funktionierenden Segmentalorgane liegen in den seitlichen Abteilungen der Leibeshöhle und münden an der Unterseite der Extremitäten, nahe deren Basis. Jedes Exkretionsorgan (Fig. 7 und 8) besteht aus folgenden Teilen: 1) einem kurzen Ausführungsgang, 2) einer voluminösen, in der Basalpartie der Extremität gelegenen Endblase (Sammelblase, Harnblase), 3) einem schlingenförmig auf sich selbst zurückgebogenen, im Lateralsinus verlaufenden Nierenkanal, 4) einem wenig vorspringenden, dickwandigen, in der Nähe der Endblase gelegenen Trichter (Coelomostom), der mit weiter Mündung in 5) ein Endsäckchen (Cölomsäckchen) sich öffnet. Der an das Coelomostom sich anschließende aufsteigende Schenkel des Nierenkanals ist innen mit Cilien ausgestattet, die in zwei Streifen angeordnet sind.

Die Segmentalorgane (Nieren) der Protracheaten sind homolog denjenigen segmentalen Bildungen der Anneliden, die als Coelomodukte[1]) (GOODRICH 1895) bezeichnet werden, Verbindungen zwischen der Leibeshöhle (Cölom) und der Außenwelt darstellen und ursprünglich der Ausleitung der Geschlechtsprodukte dienten. Die definitive Leibeshöhle der Arthropoden ist kein echtes Cölom, sondern ein gemischter Körperhohlraum, ein Mixocöl. Reste des Cöloms sind jedoch



Fig. 7.



Fig. 8.

Fig. 7. **Ein „Nephridium" von Peripatus edwardsii.** *eb* Endblase des „Nephridiums", *sg* Schleifenkanal, *tr* Trichter (der in das Endsäckchen übergeht). Nach GAFFRON 1885.

Fig. 8. **Ein „Nephridium" von Eoperipatus horsti,** die typischen Abschnitte zeigend. *1* Schleifenkanal, *2* Endsäckchen, *3* Trichter, *4* Ausführungsgang, (*5* Längsstamm des Nervensystems), *6* Endblase. Nach EVANS 1901.

beim erwachsenen Tier in verschiedenen Organsystemen vorhanden. Die Endsäckchen der Exkretionsorgane der Protracheaten stellen Reste ebenso vieler Cölomblasen dar. Wie bei den Anneliden die Cölomodukte in die Leibeshöhle (= Cölom), so münden hier die Nierenkanälchen in das Endsäckchen (= Cölom).

Gegen das vordere sowohl als gegen das hintere Körperende treten an einer Reihe von Segmenten vereinfachte Exkretionsorgane auf. Sie sind viel kleiner als die übrigen und völlig in die basale Höhlung der Gliedmaßen eingebettet. Ihr Nierenkanal ist kurz und bildet keine Schlinge. Die Endblase kann fehlen. An den Exkretionsorganen des 4. und 5. Rumpfsegmentes dagegen ist der Nierenkanal bedeutend länger und in zahlreiche Schlingen gelegt. Auch durch distalwärts in der Extremität verlagerte Mündungsweise, welch letztere auch beim 6. und 7. Paar sich finden kann, unterscheiden sich diese Nierenpaare von den übrigen.

1) Mit den gleichfalls segmentale Bildungen darstellenden, aber ektodermal entstehenden Nephrodukten der Anneliden können die Segmentalorgane der Protracheaten morphologisch nicht verglichen werden. Die für letztere häufig gebrauchte Bezeichnung „Nephridium" ist daher unzulässig.

Die Segmentalorgane fehlen scheinbar je nach den Arten im vorletzten oder drittletzten (letzten oder vorletzten beintragenden) Rumpfsegment, doch ist der Nachweis geliefert, daß die hier ausmündenden Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane ebenfalls Cölomodukte sind.

Vielleicht weisen die vergrößerten Nierenkanälchen des 4. und 5. Segmentes auf eine Ahnenform hin, bei der noch eine größere Zahl von Cölomoduktpaaren an der Ausleitung der Geschlechtsprodukte beteiligt waren.

Umgewandelte Cölomodukte sind ferner zwei sogenannte Analdrüsen, welche im letzten Körpersegment (dem extremitätenlosen Aftersegment) in der Nähe des Afters ausmünden. Sie fehlen dem Weibchen im erwachsenen Zustande, treten aber im Verlaufe der Entwickelung vorübergehend auf.

Bei Eoperipatus münden die Analdrüsen mit einer gemeinsamen, zwischen dem letzten Beinpaar gelegenen Oeffnung nach außen. Sie gehören jedoch, wie die Entwickelungsgeschichte zeigt, nicht diesem bereits mit einem wenn auch reduzierten Nierenpaar ausgestatteten Segmente an, sondern dem darauffolgenden, extremitätenlosen letzten Segment (EVANS 1902). Die Pygidialdrüsen von Paraperipatus münden mittels eines von Chitin ausgekleideten Ausführungsganges auf der Spitze eines direkt vor der Afteröffnung, in der Dorsomediane gelegenen Bulbus nach außen (WILLEY 1898). Sie werden als Homologa der Analdrüsen betrachtet, desgleichen die bei Peripatopsis capensis in den Ductus ejaculatorius sich öffnenden akzessorischen Drüsen. Diese Verlagerung der Mündung ist mit einer allmählichen Verkürzung des Hinterendes zu erklären versucht worden. Die Entwicklungsgeschichte der Pygidialdrüsen und der akzessorischen Drüsen ist unbekannt.

Aeußerst wichtig ist endlich der ontogenetisch gelieferte Nachweis, daß die Speicheldrüsen die umgewandelten Cölomodukte des in den Kopf einbezogenen Segmentes der Oralpapillen sind. Als reduzierte Cölomodukte des Kiefersegmentes werden zwei blind endigende Kanäle bezeichnet, welche in der Nähe der Kieferbasis in die Mundhöhle sich öffnen. Auch im ersten oder Antennensegment sollen rudimentäre Cölomodukte im Verlaufe der Entwicklung vorübergehend auftreten.

Im Dienste der Exkretion stehen außer den typischen Nierenorganen einzelne große Zellen, die in ihrer Gesamtheit eine Speicherniere darstellen. Solche „Nephrocyten“ finden sich, den Pericardialzellen der Insekten durchaus vergleichbar, besonders in der Umgebung des Herzens, im Pericardialsinus, sodann dem Verlauf gewisser Muskelzüge folgend, und endlich in Gruppen vereinigt, zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Extremitäten.

Atmungsorgane. Von größter Wichtigkeit ist die Tatsache, daß die Protracheaten jene für die tracheaten Arthropoden charakteristischen Atmungsorgane besitzen, die man als Tracheen bezeichnet. Diese bestehen bei den Protracheaten aus außerordentlich langen, weit im Körper verbreiteten, nicht verästelten, sehr feinen und dünnen,

mit Luft erfüllten Chitinröhrchen, die büschelweise vereinigt am Grunde flaschenförmiger Einsenkungen der Haut ausmünden (Fig. 9).

Die äußere Oeffnung einer solchen Einsenkung kann man wie bei den Tracheaten als Stigma bezeichnen. Bei Peripatus edwardsii sind die Stigmata in großer Zahl völlig unregelmäßig auf die ganze Körperoberfläche verteilt. Bei Peripatopsis capensis scheint wenigstens ein Teil der Stigmata eine bestimmte Anordnung zu zeigen, indem jederseits auf der Rücken- und auf der Bauchseite eine doppelte Längsreihe von Stigmata vorhanden ist. Die Zahl der Stigmata in einer Längsreihe ist aber beträchtlich größer als die der Beinpaare.

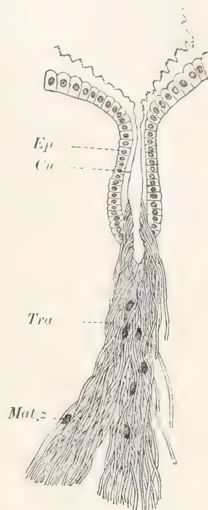


Fig. 9. **Stigmentasche und Bündel von Tracheengängen** von Peripatus capensis. *Cu* Cuticula, *Ep* Epidermis der Tracheentasche, *Mat.z.* Matrixzelle, *Tra* Tracheen. Nach K. C. Schneider 1902.

Schenkeldrüsen (Coxaldrüsen) und Schleimdrüsen. Bei Peripatopsis capensis finden sich in beiden Geschlechtern paarige Drüsen, welche auf der Unterseite der Extremitäten ausmünden und nur am ersten Rumpffußpaare fehlen. Jede solche Coxaldrüse besteht aus einem in der seitlichen Abteilung der Leibeshöhle liegenden Sack und einem Ausführungsgang. Die Coxaldrüsen des letzten Fußpaares sind beim Männchen außerordentlich verlängert und erstrecken sich weit nach vorn bis gegen die Körpermitte (Fig. 6 *cd*). Bei den übrigen Arten kommen Schenkeldrüsen nur dem Männchen zu. Sie finden sich bei Peripatus edwardsii nicht an allen Segmenten, sondern nur an einer Anzahl vor dem Genitalsegmente liegender Segmente. Auf jeden Fuß kommen eine oder zwei Schenkeldrüsen. Das Männchen von Ooperipatus oviparus besitzt Coxaldrüsen an den meisten, wenn nicht allen Beinpaaren. Bei Eoperipatus sind dieselben auf die zwei dem Genitalsegment vorhergehenden Segmente beschränkt, jedoch in jedem Segment zu Doppelpaaren angeordnet. Schlauchförmige Coxaldrüsen kommen bei Opisthopatus den Extremitätenpaaren 6—13 zu. Sie münden auf der Spitze retraktiler Papillen. Coxaldrüsen fehlen bei Paraperipatus novae-britanniae und Peripatoides novae-zealandiae.

Als spezifisch umgeformte Schenkeldrüsen sind zwei mächtig entwickelte, büschelförmig verästelte Schleimdrüsen (Fig. 6 *sd* u. 11, *11*) zu betrachten, die in der Leibeshöhle der Protracheaten weit nach hinten reichen und mit ihrem Ausführungsgang nach vorn ziehen, um an der Spitze der Oralpapillen auszumünden. Werden die Tiere gereizt, so entleeren diese Drüsen mit Vehemenz ein aus einem Gewirre zäher Fäden bestehendes Sekret.

In der Nähe der Coxaldrüsen, ebenfalls auf der Ventralseite des Beines, nahe dessen Basis, münden die zuerst von Bouvier (1899) bei

den amerikanischen Arten näher beschriebenen sogenannten Coxalorgane, dünnwandige Blasen, die in einer parallel der Längsachse des Beines verlaufenden Furche, der Coxalrinne, nach außen sich öffnen. Diese Coxalblasen können (mittels Blutdrucks?) ausgestülpt und mit Hilfe von Muskelsträngen völlig in das Innere zurückgezogen werden. Peripatus edvardsii besitzt Coxalorgane an sämtlichen Beinpaaren. Sie kommen in beiden Geschlechtern vor. Die unmittelbar an die Nierenöffnung sich anschließende Furche, welche den Eingang in die eingestülpte Blase kennzeichnet, war schon den früheren Untersuchern bekannt, sie wurde mit den Segmentalorganen in Zusammenhang gebracht. Bei Peripatopsis capensis scheinen die Organe rudimentär zu sein. Dagegen finden sie sich bei der ebenfalls südafrikanischen Art Opisthopatus cinctipes wiederum in beiden Geschlechtern und an nahezu sämtlichen Beinpaaren. Ihre Funktion ist unbekannt. Eine drüsige Beschaffenheit der Coxalblasen konnte nicht nachgewiesen werden (Purcell 1900). Vielleicht darf eine respiratorische Funktion der Coxalorgane vermutet werden (Bouvier 1900).

Geschlechtsorgane. Die Geschlechter sind getrennt. Es soll zunächst der Bau der Geschlechtsorgane von Peripatus edwardsii geschildert werden. Diejenigen anderer Arten sind in manchen Punkten abweichend gestaltet. 1. Weiblicher Geschlechtsapparat (Fig. 10). Dieser ist im allgemeinen paarig. Doch sind die zwei Seitenhälften an zwei Stellen miteinander verbunden, nämlich erstens zwischen den Ovarien und den Uteri und zweitens am unpaaren, nach außen führenden Endabschnitt (Vagina). Die beiden Ovarien sind in eine gemeinsame bindegewebige Hülle eingebettet und durch ein aus zwei Muskeln bestehendes Ligament median am Pericardialseptum aufgehängt. Sie liegen im hinteren Teil der Leibeshöhle. Sie setzen sich in die beiden Uteri fort, die nahe den Ovarien durch einen unpaaren Teil verbunden, unter verschiedenartigen Windungen den Darm umgreifend, zuerst nach vorn, dann nach außen und schließlich nach hinten und medianwärts verlaufen, wo sie in die unpaare Vagina einmünden, deren äußere Oeffnung ventral zwischen dem vorletzten Beinpaar liegt. Jeder Uterus besitzt in seinem dem Ovarium zunächst gelegenen Teile zwei Anhänge, erstens ein Receptaculum seminis und zweitens ein Receptaculum ovorum. Das erstere ist eine Tasche, die vermittelst zweier sich an ihrer Mündung vereinigender Kanäle in den Uterus einmündet.

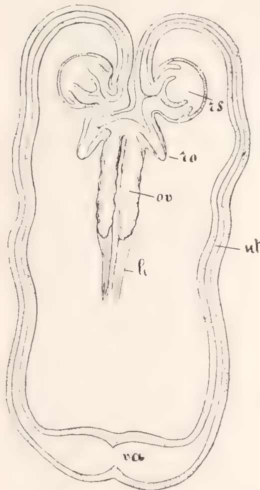


Fig. 10. **Weibliche Geschlechtsorgane eines älteren Embryo von Peripatus edwardsii.** *li* Ovarialligament, *ov* Ovarium, *ro* Trichterteil des Receptaculum ovorum, *rs* Receptaculum seminis, *ut* Uterus, *va* Vagina. Nach Gaffron 1885.

Diese eigentümliche Verbindungsweise des Receptaculum seminis mit dem Uterus wird durch die Entwicklungsgeschichte aufgeklärt. Das Receptaculum ist anfänglich nur eine U-förmige Schlinge des Uterus. Die beiden Schenkel der Schlinge legen sich später aneinander (Fig. 10, *rs*), verschmelzen an ihrem Ende miteinander und öffnen sich ineinander, indem die Scheidewand schwindet. So werden die Schenkel zu den zwei Verbindungskanälen, so wird das Uebergangsstück (der Bogen des U) zu der Tasche des Receptaculum seminis.

Bei Opisthopatus cinctipes ist das Receptaculum auch im erwachsenen Zustande nur eine einfache Schlinge des Ovidukt.

Das Receptaculum ovorum, das in denjenigen Uterusteil einmündet, welcher zwischen Ovarium und Receptaculum seminis liegt, besteht aus einem Trichter, welcher an seinem Rande in einen blind geschlossenen, bindegewebigen, mit reifen Eiern erfüllten Sack übergeht.

Peripatus ist lebendig gebärend. Die Eier entwickeln sich im Uterus, in welchem man alle Entwickelungsstadien antrifft, die jüngsten zunächst dem Ovarium, die ältesten Embryonen zunächst der Vagina. Die jüngeren Embryonen sind in eigentümlicher Weise mit der Uteruswand verbunden, bei den älteren ist diese placentaartige Verbindung aufgehoben, dagegen liegen sie in einem geschlossenen, von Uterusepithel gebildeten Sack. Die Lage der Embryonen im Uterus wird an demselben auch äußerlich durch Einschnürungen gekennzeichnet. Da die Embryonen sich im Uterus nicht verschieben können, so wird durch Wachstum desselben an der dem Receptaculum seminis zunächst gelegenen Stelle immer neuer Raum für sich an seiner Wand festheftende Embryonen gebildet, während jeweilen die letzte Kammer des Uterus verkürzt und rückgebildet wird, nachdem der in ihr enthaltene Embryo in die Vagina übergetreten ist. Bei der wahrscheinlich nur einmaligen Begattung gelangt der Samen in das Receptaculum seminis. Die vom Ovarium in das Receptaculum ovorum gelangten Eier treten von da in den Uterus über und werden vermutlich beim Vorbeipassieren an dem mit Spermatozoen gefüllten Receptaculum seminis durch aus demselben austretende Spermatozoen befruchtet.

Bei anderen Arten der Protracheaten kann das Receptaculum seminis oder das Receptaculum ovorum fehlen, und es setzen sich die von Hause aus mit mehr Nahrungsdotter ausgestatteten Embryonen nicht an der Uteruswand fest.

Abgesehen von den amerikanischen Arten (Peripatus), ist nur bei Eoperipatus ein Receptaculum ovorum vorhanden. Ein Receptaculum seminis fehlt bei Peripatopsis, bei Opisthopatus ist es vorhanden aber, wie schon erwähnt, nur als einfache Schlinge des Uterus ausgebildet.

Bei Paraperipatus novae-britanniae zeigen die jungen Embryonen eine am Rücken befestigte, sogenannte Nackenblase, welche der Uteruswandung bei jüngeren Embryonen dicht anliegt und im Verlauf der Entwickelung schwindet (Willey 1898). Ein derartiges, die Ernährung des Embryos vermittelndes Organ fehlt bei Eoperipatus, und die aus großen, dotterreichen Eiern sich entwickelnden Embryonen

liegen bei dieser Form völlig frei in dem Nährmaterial sezernierenden Uterus. Bei Ooperipatus oviparus (Fig. 11) endlich wird das überaus reich mit Nährmaterial ausgestattete Ei nach außen abgelegt. (Seine Entwickelung scheint sehr langsam zu verlaufen. In einem be-

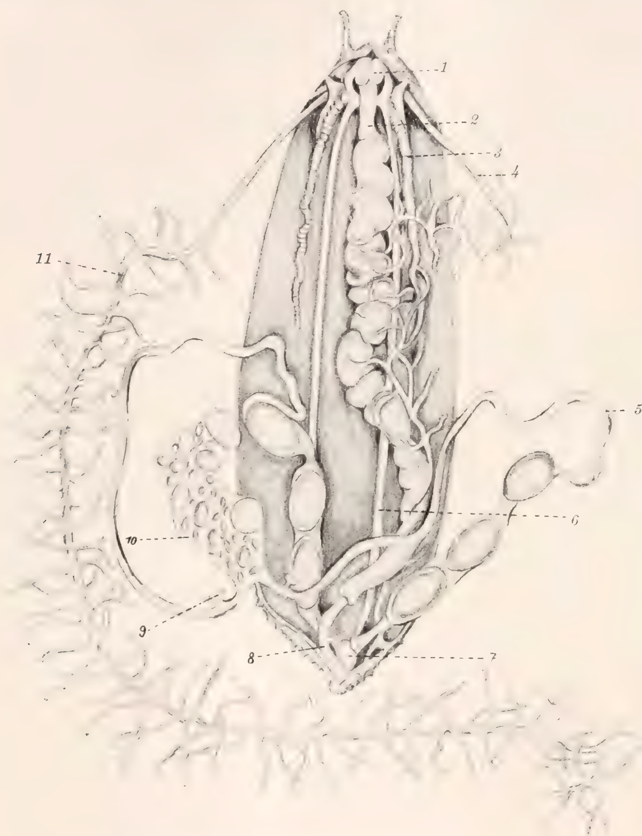


Fig. 11. **Anatomie von Ooperipatus oviparus**, von der Dorsalseite geöffnet. Etwas schematisch. *1* Cerebralganglion, *2* Oesophagus, *3* Speicheldrüse, *4* Ausführungsgang und zugleich Schleimreservoir der Schleimdrüse, *5* Ovidukt, *6* Längsstamm des Nervensystems, *7* Ovipositor (Legeröhre), *8* Rectum, *9* Receptaculum seminis, *10* Ovarium, *11* Schleimdrüse. Nach Dendy 1902.

obachteten Fall nahm dieselbe 17 Monate in Anspruch; Dendy 1902.) Das Ei ist durch ein starkes Chorion geschützt. Dem Weibchen dieser Art kommt ein Ovipositor, eine Art Legeröhre, zu (Fig. 12).

Diese Oviparie ist wahrscheinlich als eine sekundär erworbene aufzufassen.

2. Männlicher Geschlechtsapparat (Fig. 13). Er ist mit Ausnahme des Endabschnittes, der an derselben Stelle wie beim Weibchen die Vagina, nach außen mündet, paarig. Jeder der beiden schlauchförmigen Hoden setzt sich durch ein kurzes, sich trichterförmig in ihn öffnendes Vas efferens in eine Samenblase fort. Aus dieser selbst entspringt wieder ein feines, knäuelartig verschlun-



Fig. 12

Fig. 12. **Hinterende von Ooperipatus oviparus,** mit vorgestrecktem Ovipositor. Nach DENDY 1902.



Fig. 13.

Fig. 13. **Männlicher Geschlechtsapparat eines erwachsenen Peripatus edwardsii,** ausgebreitet. *de* Ductus ejaculatorius, *t* Hode, *vd* Vas deferens, *vs* Samenblase. Nach GAFFRON 1885.

genes Vas deferens, das mit seinem Gefährten vereinigt in den langen geschlungenen Endabschnitt, den schlauchförmigen Ductus ejaculatorius einmündet. Im proximalen Abschnitt dieses letzteren wird um die enthaltene Spermatozoenmasse eine kompliziert gebaute Hülle ausgeschieden, ein Spermatophor gebildet.

Die Länge dieses unpaaren Endabschnittes ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden, und zwar, wie es scheint, im Zusammenhang mit der verschiedenen Größe der in demselben zur Ausbildung gelangenden Spermatophoren. Ueber den Vorgang der Begattung ist nichts bekannt. Bei Arten mit sehr kleinen Spermatophoren (Peripatopsis capensis) werden letztere an beliebigen Stellen auf der Körperoberfläche des Weibchens deponiert. Sie scheinen durch die Körperwand hindurch in die Leibeshöhle zu gelangen. Von hier aus dringen die Spermatozoen in das Ovarium ein, in dem sie zur Zeit des jedes Frühjahr stattfindenden Austrittes der Eier in den Ovidukt in großer Menge vorhanden sind. Auch in der Wand des Ovariums steckend wurden Spermatozoen angetroffen. Ein Receptaculum seminis fehlt bei diesen Formen.

Die bei den einzelnen Gattungen verschiedene Lage der äußeren Geschlechtsöffnung ist mit der Annahme einer allmählichen Reduktion des Hinterendes zu erklären versucht worden. Bei Peripatus (Fig. 14, *4*) befindet sich die Geschlechtsöffnung zwischen dem vorletzten Beinpaar. Das letzte Beinpaar ist in der Größe reduziert, aber normal gebaut. Bei Peripatoides (Fig. 14, *1*) und ebenso bei Opisthopatus ist das letzte Beinpaar völlig rückgebildet. Die Geschlechtsöffnung behält ihren Platz zwischen dem ursprünglich vorletzten, jetzt letzten Beinpaar. Das hintere Körperende stellt einen gliedmaßenlosen, mehr oder weniger verlängerten Kegel dar. Bei Peripatopsis (Fig. 14, *3*) sind die Verhältnisse ähnliche, nur daß das letzte Beinpaar, zwischen welchem wiederum die Geschlechtsöffnung sich findet, nunmehr stark reduziert erscheint. Es liegt an der Basis eines außerordentlich kleinen Analkegels. Innerhalb der einzelnen Arten lassen sich verschiedene Stadien der Reduktion des hintersten Extremitätenpaares konstatieren: Die Beine sind relativ gut entwickelt und noch bewaffnet (P. sedgwicki); sie sind von variabler Größe und häufig ohne Chitinkrallen (P. moseleyi); sie sind schließlich zu einem kleinen Stummel reduziert, ohne jede Spur einer Bewaffnung (P. capensis). Bei Paraperipatus (Fig. 14, *2*) endlich sind diese hintersten Gliedmaßen vollständig verschwunden und die Geschlechtsöffnung befindet sich infolgedessen hinter dem nunmehr letzten (ursprünglich drittletzten) Gliedmaßenpaar.

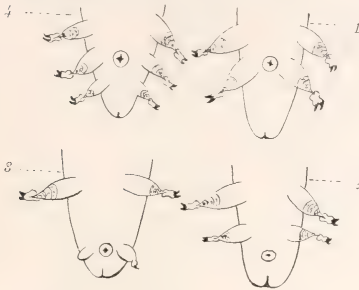


Fig. 14. **Ausbildung des hinteren Körperendes und Lage der Geschlechtsöffnung bei den verschiedenen Peripatusarten,** schematisch. *1* Peripatoides, *2* Paraperipatus, *3* Peripatopsis, *4* Peripatus. Nach Bouvier 1900 a.

II. Ontogenie.

Die Entwickelung von Peripatus edwardsii kompliziert sich erstens dadurch, daß die Embryonen sich an der Uteruswand festsetzen, welche beträchtliche Veränderungen erleidet und um jeden Embryo herum eine geschlossene Brutkammer bildet (Fig. 15). Es kommt bei jedem Embryo zur Bildung eines Nabelstranges und einer Placenta, welche zur Ernährung des Embryos dienen, welcher am Nabelstrang frei in die Brutkammer hineinragt. Die vom Nabelstrang, einem Fortsatz der Rückseite des späteren Kopfes des Embryo, abgewendete Seite des letzteren wird zur Bauchseite. Um den Embryo herum wird eine wahrscheinlich von diesem selbst gelieferte, als Amnion bezeichnete Hülle gebildet, welche sich an die innere Oberfläche des Uterus anlegt. Mit zunehmendem Alter krümmt sich der Embryo innerhalb der Bruthöhle sehr stark. Sein Rumpf ist schließlich eingerollt.

Bei den Protracheaten entwickeln und differenzieren sich alle metamer oder segmental sich wiederholenden

Körperteile: Mesodermsegmente, Extremitäten, Coelomodukte, Nervensystem, Coxaldrüsen usw. in der für die gegliederten Tiere im allgemeinen charakteristischen Weise fortschreitend in der Richtung von vorn nach hinten.

Das Mesoderm differenziert sich aus zwei ventralen, symmetrischen Mesodermstreifen, welche sich hinten in einer medianen Zone (am Rande des Blastoporus) vereinigen, in welcher sich während der ganzen Embryonalentwickelung ein lebhafter Wucherungsprozeß abspielt. Außerdem vermehrt sich das Zellmaterial der beiden Mesodermstreifen selbst durch fortgesetzte Teilungsprozesse. Von vorn nach hinten fortschreitend treten in den Mesodermstreifen segmentale Höhlungen auf und zerfallen dieselben in Mesodermsegmente oder Mesodermblasen mit anfänglich einschichtiger Wandung. Die weitere Differenzierung dieser Mesodermblasen geschieht so, daß infolge zunehmenden Wachstums der Anlagen von Längsnervenstamm und Myotom jederseits zunächst der ventrale

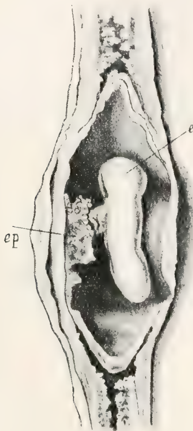


Fig. 15.

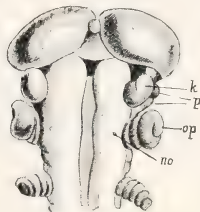


Fig. 16.

Fig. 15. **Stück eines Uterus von Peripatus edwardsii,** der Länge nach durchschnitten, um eine Bruthöhle und den in ihr enthaltenen **Embryo** (*e*) mit seiner Placenta (*ep*) zu zeigen. Nach v. KENNEL 1885.

Fig. 16. **Embryo von Peripatus edwardsii mit beginnender Umwachsung der Kiefer.** Vorderes Körperende von der Bauchseite. *k* Kiefer, *no* Oeffnung des „Nephridiums" des Oralpapillensegmentes, *op* Oralpapille, *p* Papillen, welche seitlich die Kiefer umfassen. Nach v. KENNEL (II) 1888.

Teil der ursprünglich halbmondförmigen Mesodermblase (Fig. 17) der Obliteration anheimfällt, während der Rest derselben in zwei Räume zerfällt, von denen der laterale, in die Extremitätenanlage eindringende, im Endsäckchen der Niere erhalten bleibt, während der median gelegene Abschnitt als wohlumgrenzter Raum verschwindet. Das Zellmaterial der Mesodermblasenwandungen — soweit dieselben nicht in den Endsäckchen der Nieren, den diesen homologen Anhangsblasen der Speicheldrüsen sowie in den Gonaden erhalten bleiben — liefert die mesodermalen Organe (Endothel, Muskeln, Bindegewebe) des Rumpfes und der Extremitäten. Die Extremitäten entstehen als Ausstülpungen der Leibeswand. Das erste auf die Antennen folgende Paar von Extremitätenanlagen wird zu den Kiefern, das zweite zu den Oralpapillen (Fig. 16). Die ihnen entsprechenden beiden Segmente ver-

schmelzen mit dem primitiven Kopfsegment zu dem späteren sekundären Kopf.

Pharynx und Oesophagus vorn und Enddarm hinten bilden sich als Stomodäum und Proktodäum durch Einstülpungen des Ektoderms, die sich später in den entodermalen Mitteldarm öffnen. Durch eine Umwallung des Mundfeldes entsteht die Mundhöhle, in welche die Kiefer hineingelangen.

Während die Coxaldrüsen (inkl. Schleimdrüsen) dadurch, daß sie ausschließlich aus Einstülpungen des Ektoderms hervorgehen, sich als reine Hautdrüsen dokumentieren, entstehen sämtliche, als modifizierte Cölomodukte zu betrachtenden Organe, die Nieren und die ihnen homologen Speicheldrüsen, Geschlechtsgänge und Analdrüsen aus meso-



Fig. 17.

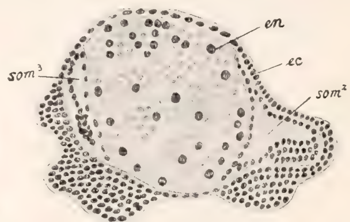


Fig. 18.

Fig. 17. **Querschnitt durch ein früheres Stadium von Eoperipatus weldoni.** *1* Cölom des 1. Somiten, *2* Gehirnanlage, *3* Stomodaeum. Nach Evans 1902.

Fig. 18. **Ein etwas schräg geführter Querschnitt durch den vorderen Körperabschnitt eines späteren Stadiums von Eoperipatus weldoni.** *ec* Ektoderm, *en* Entoderm, *som*^{2}, *som*^{3} zweites und drittes Cölomsegment. Nach Evans 1902 aus Korschelt und Heider 1910.

dermalen Anlagen. Endsäckchen, Trichter und Schleifenkanal der Nieren gehen aus Teilen einer Mesodermblase hervor und setzen sich erst nachträglich mit einer kurzen ektodermalen Einstülpung in Verbindung. Von dem in der Extremität gelegenen Teil der Mesodermblase zweigt durch Proliferation einer an der Ventralseite gelegenen Stelle ihrer Wandung ein Kanal ab, der, anfangs blind geschlossen, gegen das Ektoderm vorwächst, und nahe der Extremitätenbasis in eine ihm entgegenkommende flache Ektodermeinstülpung sich öffnet. Die Speicheldrüsen scheinen noch beim jungen ausgeschlüpften Tier als Exkretionsorgane zu funktionieren. Der Mesodermblasen-(= Cölom-)rest, welcher bei der Niere durch das Endsäckchen repräsentiert wird, ist hier besonders groß und bleibt in der sogenannten Anhangsblase der Speicheldrüse erhalten. Von dem nach der Ventralseite abgehenden (Nieren-) Kanal wächst ein Blindschlauch weit nach hinten, es ist dies der im Lateralsinus gelegene röhrenförmige Hauptteil der Speicheldrüse des erwachsenen Tieres. Die Mündungen der Speicheldrüsen nähern sich bei der Umwallung des Mundfeldes der Medianlinie und gelangen dabei an den Boden der Mundhöhle. Eine neue mediane Einstülpung der Haut liefert sodann ihren unpaaren Ausführungsgang.

Die Geschlechtsgänge stellen ebenfalls Cölomodukte (bei den Peripatiden diejenigen des vorletzten beintragenden Segmentes) dar und entwickeln sich wie die Nierenkanälchen. Anfänglich liegen ihre äußeren Mündungen voneinander getrennt, seitlich. Später nähern sie sich der Mittellinie. Zu den dem Nierenkanal der Exkretionsorgane entsprechenden Uteri beim Weibchen, Vasa deferentia beim Männchen, tritt eine neue unpaare Einstülpung von außen hinzu, aus welcher beim Männchen der Ductus ejaculatorius, beim Weibchen die Vagina hervorgeht. Beim Weibchen vereinigen sich auch am proximalen Ende die Gonodukte beider Seiten und münden mit einer gemeinsamen Oeffnung in das Ovarium. Die Ovarien gehen aus 4 Paar Mesodermblasen hervor, die in der dorsalen Mittellinie miteinander verschmelzen, doch so, daß anfangs zwei völlig getrennte Ovarialhöhlen vorhanden sind. In



Fig. 19. **Schnitt durch die 4. Extremität von Eoperipatus horsti,** das „Nephridium" zeigend. *1* Endsäckchen, *2* Trichter, *3* Schleifenkanal, *4* Mündung desselben, *5* Längsstamm des Nervensystems. Nach EVANS 1901.

deren splanchnischer Wand treten die Geschlechtszellen auf. Die Analdrüsen des Männchens sind, wie ihre Entwickelung zeigt, die modifizierten Cölomodukte des letzten Segmentes.

Gehirn und Längsnervenstämme entstehen als paarige Verdickungen des Ektoderms, die sich von vorn nach hinten differenzieren und vom Ektoderm loslösen.

III. Systematische Stellung der Protracheata.

Suchen wir das über Organisation und Entwickelung der Protracheaten Gesagte von einem vergleichenden Gesichtspunkte aus zu verwerten, so

gelangen wir zu dem Resultate, daß die Protracheaten typische Anneliden-charaktere mit typischen Arthropoden —, speziell Antennatencharakteren vereinigen. Folgendes sind die Annelidencharaktere der Protracheaten: 1) Segmental angeordnete Exkretionsorgane, homolog den als Cölomodukten bezeichneten segmentalen Organen der Anneliden; 2) segmental angeordnete Coxaldrüsen, welche wohl zweifellos den Borstendrüsen der Chätopoden homolog sind; 3) ein Hautmuskelschlauch, der in seinem speziellen Verhalten sich am meisten demjenigen der Hirudineen nähert. Weniger bedeutungsvoll ist die stummelförmige Gestalt der Extremitäten und der Bau des Auges. — Folgendes sind die Arthropoden- und speziell die Antennatencharaktere der Protracheaten: 1) die in Form von Tracheen entwickelten Atmungsorgane; 2) das mit vielen Ostienpaaren ausgestattete, in einem Pericardialsinus liegende Rückenherz und das lakunäre Zirkulationssystem: 3) die Umwandlung von Extremitäten zu Mundteilen (Kiefer); 4) die spezifische Form der Speicheldrüsen.

Das Nervensystem weicht in charakteristischer Weise von dem übereinstimmenden Nervensystem der Anneliden und Arthropoden ab, und zwar durch die seitliche Lage der ventralen Längsstämme, die geringe Ausbildung der Ganglien und die große Anzahl der Querkommissuren. Das Nervensystem der Protacheaten ist ein Strickleiternervensystem, welches auffallende Aehnlichkeit mit demjenigen der Amphineuren, Placophoren und Zygobranchier unter den Mollusken und demjenigen gewisser Plathelminthen und Nemertinen zeigt. Es unterliegt indes keinem Zweifel, daß das Strickleiternervensystem der Protracheaten dem Gehirn und Bauchmark der Anneliden und Arthropoden homolog ist. Seine spezifisch abweichende Gestalt läßt sich in doppelter Weise auffassen: 1) Es ist das Strickleiternervensystem der Protracheaten aus einem typischen Bauchmark durch Auseinanderweichen seiner symmetrischen Hälften und Vermehrung der Querkommissuren entstanden. 2) Das Strickleiternervensystem der Protracheaten stellt dem Bauchmark der Anneliden gegenüber einen ursprünglichen Zustand dar. Letztere Auffassung erscheint uns plausibler, da wir der Ansicht huldigen, daß das Bauchmark der Anneliden selbst aus einem strickleiterförmigen Nervensystem durch Zusammenrücken der Längsstämme in der ventralen Mittellinie hervorgegangen ist. Die Protracheaten wären nach dieser Ansicht nur mit der typisch gegliederten Stammform der Anneliden verwandt. Vielleicht ist die Tatsache nicht bedeutungslos, daß auch die Phyllopoden (die man unter allen lebenden Crustaceen für der Stammform am nächsten stehend hält), ein strickleiterförmiges Nervensystem besitzen. Was die zahlreichen Querkommissuren anbetrifft, von denen viele auf ein Segment kommen, so dürfte dieses Verhalten indessen ein sekundäres sein. Mehr als eine Querkommissur finden wir auch bei einigen Anneliden (hier wahrscheinlich auch als sekundäres Verhalten) und wiederum bei Phyllopoden.

Die Tracheen der Protracheaten sind als durch Anpassung an das Landleben umgewandelte Hautdrüsen betrachtet worden, jenen oft außerordentlich langen, meist einzelligen Hautdrüsen ähnlich, welche bei vielen Turbellarien sich weit im Körperparenchym ausbreiten. Ob sie den Tracheen der Antennaten homolog sind, ist nicht sicher nachgewiesen. Nach Form und Mündungsweise zeigen sie eine ziemlich weit-

gehende Uebereinstimmung mit den zu Bündeln vereinigten feinen Tracheen, die bei gewissen Diplopoden am Grunde der vorderen Tracheentaschen der Doppelsegmente abgehen. Doch kommt diesen Tracheenbündeln der Diplopoden eine streng segmentale Anordnung zu. Der feinere Bau der Peripatustracheen ist ungenügend erforscht. Eine zarte Querstreifung an der inneren Oberfläche der Tracheenröhren wird als Spiralfaden gedeutet. Auch scheint es nicht ausgeschlossen, daß die Endigung der einzelnen Röhrchen in sogenannten „Tracheenendzellen" erfolgt, wie bei den Hexapoden. Eine Bestätigung dieses letzteren Befundes wäre von Interesse im Gedanken an die auffallende morphologische Aehnlichkeit des Tracheensystems der Insekten mit dem Wassergefäßsystem der Platoden, wie sie neben anderen Punkten besonders auch in dem diesen beiden Organsystemen zukommenden Besitz verästelter Terminalzellen (Tracheenendzellen) zutage tritt und möglicherweise als Ausdruck einer wahren Homologie dieser beiden Organsysteme betrachtet werden darf (Lang 1903). Im Lichte dieser Auffassung kann dann nicht wunder nehmen, daß die „Nephrodukte" der Anneliden — (jene von den „Cölomodukten" morphologisch streng zu unterscheidende, dem Ektoderm die Entstehung verdankende, ursprünglich der Ausleitung der Exkretionsprodukte dienende, zweite Art segmentaler Bildungen) — bei den Arthropoden kein Homologon zu besitzen scheinen. Kann doch dieses Nephridialsystem der Anneliden selbst wieder von dem Wassergefäßsystem der Platoden abgeleitet werden.

Von der größten vergleichend-anatomischen Bedeutung ist der Nachweis, daß die Speicheldrüsen und die Geschlechtsgänge umgewandelte Cölomodukte sind, und zwar mit Hinblick auf die morphologische Auffassung der nämlichen Organe bei den Antennaten. Ebenso wichtig ist ferner die ziemlich sicher nachgewiesene Homologie der Schleimdrüsen und Coxaldrüsen der Protracheaten und die Homologie dieser Hautdrüsen mit den Borstendrüsen der Anneliden, und zwar mit Hinblick auf ähnliche Drüsen bei den Antennaten.

Daß die Antennen, Kiefer und Oralpapillen der Protracheaten den Antennen, Mandibeln und einem Maxillenpaar der Antennaten entsprechen, darf nach den vorliegenden Untersuchungen über den Aufbau des Nervensystems in beiden Gruppen als wahrscheinlich angenommen werden.

Uebersicht der wichtigsten Literatur.

Lehrbücher. Schriften allgemeinen Inhalts. Untersuchungen, die sich nicht ausschließlich auf Protracheaten beziehen.

1892. **Bernard, H.**, *An endeavour to show that the tracheae of the Arthropoda arose from setiparous sacs. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 5.*

1893. — *Additional notes on the origin of the tracheae from setiparous glands. Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 11.*

1895. **Goodrich, E.**, *On the coelom, genital ducts and Nephridia. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 37.*

1892. **v. Kennel, A.**, *Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. Schrift. nat. Ges. Dorpat, Bd. 6.*

1892. **Korschelt, E.**, *und* **Heider, K.**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil. Heft 2. 1909—1910. Zweite Auflage. Allgemeiner Teil. Lief. 3 u. 4.*

1903. **Lang, A.**, *Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jena.*

1902. **Schneider, K. C.,** *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.*
1895. **Sedgwick, A.,** *Peripatus. The Cambridge nat. Hist., Vol. 5.*
1891. **Whitmann, C.,** *Spermatophors as a means of hypodermic impregnation. Journ. Morphol., Vol. 4.*

Anatomie.

1853. **Grube, E.,** *Ueber den Bau von Peripatus edwardsii. Müllers Archiv.*
1874. **Moseley, H.,** *On the structure and development of Peripatus capensis. Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 164 und Proc. R. Soc. London, Vol. 22.*
1879. **Balfour, F.,** *On certain points in the anatomy of Peripatus capensis. Zool. Anz., Bd. 2.*
1883. — *The anatomy and development of Peripatus capensis. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 23.*
1885. **Gaffron, E.,** *Beiträge zur Anatomie und Histologie von Peripatus. Schneiders Zool. Beitr., Bd. 1.*
1888. **Sedgwick, A.,** *A monograph on the species and distribution of the genus Peripatus (Guilding). Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 28.*
1891. **Dendy, A.,** *The reproduction of Peripatus leuckartii Sänger. Zool. Anz., Bd. 4.*
1891. **Sedgwick, A.,** *An oviparous species of Peripatus. Nature, Vol. 44.*
1892. **Dendy, A.,** *Further notes on the oviparity of the larger Victorian Peripatus, generally known as P. leuckartii. Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 10.*
1894. — *Observations on a variety of Peripatus novae-zealandiae with sixteen pairs of legs. Ibid., (6), Vol. 14.*
1895. — *Preliminary notes on the reproductive organs of Peripatus oviparus. Zool. Anz., Bd. 18.*
1897. **Camerano, L.,** *Sulla striatura trasversale dei muscoli delle mandibole negli Onicofori. Atti Acc. Sc. Torino, Vol. 33.*
1897 a. — *Nuova specie di Peripatus dell' Ecuador. Ibid.*
1898. **Boas, I.,** *Om Peripatus' Stilling i Dyreriget. Overs. Dansk. Vedensk. Selsk. Forhandlinger, 1898.*
1898. **Wheeler, W.,** *A new Peripatus from Mexico. Journ. Morphol., Vol. 15.*
1898. **Willey, A.,** *On Peripatus novae-britanniae sp. n. Ann. Mag. nat. Hist., (7), Vol. 1.*
1898 a. — *The anatomy and development of Peripatus novae-britanniae. Zool. Results, Cambridge, Vol. 1.*
1899. **Bouvier, E.,** *Contribution à l'histoire des Péripates américains. Ann. Soc. entom. France, T. 68.*
1899 a. — *Sur les variations et les groupements spécifiques des Peripates américains. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 128.*
1899 b. — *Observations biologiques sur le Peripatus capensis Grube. Ibid., T. 129.*
1899. **Purcell, W.,** *On the South African species of Peripatidae in the collection of the South African Museum. Ann. South Afric. Mus., Vol. 1.*
1900. **Bouvier, E.,** *Sur l'origine et les enchaînements des Arthropodes de la classe des Onychophores. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 130.*
1900 a. — *Quelques observations sur les Onychophores (Peripatus) de la collection du musée britannique. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 43.*
1900 b. — *Nouveau Péripate des environs de Rio-de-Janeiro. Bull. Soc. entom. France, 1900.*
1900. **Dendy, A.,** *Preliminary note on a proposed new genus of Onychophora. Zool. Anz., Bd. 23.*
1900 a. — *A new Peripatus from New-Zealand. Nature, Vol. 61.*
1900. **Montgomery, J.,** *The spermatogenesis of Peripatus (Peripatopsis balfouri) up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 14.*
1900. **Rucker, A.,** *A description of the male of Peripatus eisenii Wheeler. Biol. Bull., Vol. 1.*
1901. **Bouvier, E.,** *Sur la reproduction et le développement du Peripatopsis blainvillei. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 133.*
1901. **Evans, R.,** *Two new species of Onychophora from the Siamese Malay States. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 44.*
1901. **Purcell, W.,** *On the anatomy of Opisthopatus cinctipes Purc., with notes on other principally South African Onychophora. Ann. South Afr. Mus., Vol. 2.*
1902. **Bouvier, E.,** *Sur l'organisation, le développement et les affinités du Peripatopsis blainvillei Gay-Gervais. Zool. Jahrb., Suppl. 5.*

1902 a. **Bouvier, E.,** *Sur les organes sexuels des Peripatus. Bull. Soc. entom. France.*
1902 b. — Observations nouvelles sur l'évolution et l'origine des Péripates. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 134.
1902 c. — Sur le développement des Peripatidés de l'Afrique australe. Ibid., T. 135.
1902. **Dendy, A.,** *On the oviparous species of Onychophora. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 45.*
1902. **Evans, R.,** *Eoperipatus butleri (nov. sp.). Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 45.*
1903. **Bruntz, L.,** *Excrétion et phagocytose chez les Onychophores. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 136.*
1904. **Bouvier, E.,** *Les œufs des Onychophores. Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris, (4), T. 6.*
1904. **Evans, R.,** *On Peripatus guianensis (sp. nov.). Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 47.*
1905—1907. **Bouvier, A.,** *Monographie des Onychophores. Ann. Sc. nat. Zool., (9), T. 2 u. 5 (T. 5 ausführliches Literaturverzeichnis).*
1905. **Hewitt, C.,** *Note on the buccal pits of Peripatus. Mem. Manchester Lit. Phil. Soc., Vol. 50.*
1908. **Sedgwick, A.,** *The distribution and classification of the Onychophora. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 52.*
1909. **Bouvier, E.,** *Sur un nouvel Onychophore australien. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 148.*
1909. **Muir, F.,** *and* **Kershaw, J.,** *Peripatus ceramensis n. sp. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 53.*
1912. **Heymons, R.,** *Eine neue Peripatus-Art (Paraperipatus schultzei n. sp. aus Deutsch-Guinea. Sitz.-Ber. Ges. nat. Fr. Berlin).*

Ontogenie.

(S. a. Anatomie: 1883 Balfour, 1898 a Willey, 1900 Montgomery, 1901, 1902, 1905—07 Bouvier.)

1883. **v. Kennel, I.,** *Entwickelungsgeschichte von Peripatus. Zool. Anz., Bd. 6.*
1883. **Moseley, H.,** *and* **Sedgwick, A.,** *Note on a discovery as yet unpublished by the late Prof. F. M. Balfour, concerning the existence of a blastopore, and on the origin of the mesoblast in the embryo of Peripatus capensis. Proc. R. Soc. London, Vol. 34.*
1885—88. **v. Kennel, J.,** *Entwickelungsgeschichte von Peripatus edwardsii Blanch. und Peripatus torquatus n. sp. Arb. Zool. Instit. Würzburg, Bd. 7 u. 8.*
1885—88. **Sedgwick, A.,** *The development of the Cape species of Peripatus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 25—28.*
1886. — On the fertilised ovum and formation of the layers of the South African Peripatus. Proc. R. Soc. London, Vol. 39.
1888. **v. Kennel, I.,** *Ueber die frühesten Entwickelungsstadien der südamerikanischen Peripatus-Arten. Sitz.-Ber. Ges. Nat. Dorpat, 1888.*
1888. **Sclater, W.,** *On the early stages of the development of a South American species of Peripatus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 28.*
1888—89. **Sheldon, L.,** *On the development of Peripatus novae-zealandiae. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 28 u. 29.*
1890. — The maturation of the ovum in the Cape and New Zealand species of Peripatus. Ibid., Vol. 30.
1898. **Willey, A.,** *The development of Peripatus novae-britanniae. Proc. Cambridge Philos. Soc., Vol. 9.*
1899. — Trophoblast and Serosa, a contribution to the embryonic membranes of Insects. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 41.
1902. **Evans, R.,** *On the Malayan species of Onychophora. II. The development of Eoperipatus weldoni. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 45.*
1906. **Purcell, W.,** *On some carlier stages in the development of Peripatus balfouri. Rep. 75th Meet. Brit. Ass. Adv. Sc.*

Inhalt.

V. Hauptklasse: **Antennata.** Antennentiere.

Progoneata + **Opisthogoneata**

Diplopoda + Pauropoda + Symphyla Chilopoda + Hexapoda

Myriapoda (Tausendfüßler) + **Hexapoda** (Insekten, Kerftiere)

Systematische Uebersicht.

Von

Dr. **Marie Daiber,** Zürich.

Ein Paar präorale Fühler, meist 3 Paar Mundgliedmaßen. Rumpf entweder homonom gegliedert und dann mit zahlreichen gegliederten Beinpaaren, oder heteronom gegliedert und dann sind die Gliedmaßen auf die 3 Segmente der vorderen Rumpfregion, der Brust, beschränkt, während die hintere Region, der Hinterleib, gliedmaßenlos ist. Ueberall ist der Kopf von dem Rumpf deutlich abgesetzt. Atmen durch Röhrentracheen, deren äußere Oeffnungen (Stigmen) segmental angeordnet sind. Das Herz ist bei den homonom gegliederten Formen ein langgestrecktes, mit vielen segmental angeordneten Ostienpaaren versehenes Rückengefäß, welches den Rumpf der Länge nach durchzieht; bei den Hexapoden ist es auf das Abdomen beschränkt.

I. Klasse: **Progoneata.**

Gleichmäßig (homonom) gegliederte Antennata mit meist zahlreichen Rumpfsegmenten, welche alle mit Ausnahme des letzten mit Füßen ausgestattet sind. Ohne zusammengesetzte Augen. Mit zahlreichen Ocellen. Geschlechtsöffnung vorn im Rumpf, in einem der 4 ersten Rumpfsegmente, meist paarig.

I. Unterklasse: Diplopoda.

Zahlreiche Rumpfsegmente. Paarige Geschlechtsöffnung zwischen dem 2. und 3. Beinpaar. Körper meist gewölbt. Vom 5. Körpersegment an besitzt jeder Leibesring 2 Beinpaare, entspricht also einem Doppelsegment. Auf die Mandibeln folgt nur ein einziges weiteres Mundgliedmaßenpaar, das als Gnathochilarium bezeichnet wird. Ohne Kieferfüße. Die Beine des 7. Körperringes beim Männchen meist zu Kopulationsorganen umgewandelt.

I. Ordnung: Pselaphognatha.

Gnathochilarium zart und schwach entwickelt, mit tasterförmigen äußeren Laden. Kopulationsfüße fehlen. Integument ohne Kalkeinlagerung. Einzige Familie Polyxenidae. 13 Beinpaare. Polyxenus.

II. Ordnung: Chilognatha.

Gnathochilarium meist wohlentwickelt. Kopulationsfüße vorhanden. Der Chitincuticula ist Kalk eingelagert.

1. Unterordnung: Opisthandria.

Kopulationsfüße am Hinterende des Körpers.

Fam. Glomeridae. 12—13 Rumpfringe. Männchen mit 19, Weibchen mit 17 Beinpaaren. Das 19. Beinpaar des Männchens zu Kopulationsfüßen umgewandelt.

2. Unterordnung: Proterandria.

Kopulationsfüße am 7. Körperring.

1. Sektion: Ascospermophora.

Am 8. Rumpfring der Spermaaufnahme dienende Coxalsäckchen. Fam. Chordeumidae. 30 Rumpfringe, 45—50 Fußpaare. Atractosoma. Craspedosoma. Chordeuma.

2. Sektion: Colobognatha.

Kopf klein, rüsselartig verlängert. Mundgliedmaßen meist rudimentär. Gnathochilarium langgestreckt. Hinteres Beinpaar des 7. Ringes in Kopulationsfüße umgewandelt. Fam. Polyzoniidae. Zahl der Ringe inkonstant, 30—100 und mehr. Polyzonium.

3. Sektion: Proterospermophora.

Vorderes Beinpaar des 7. Ringes beim Männchen als Gonopoden entwickelt, mit Spermarinne versehen. Fam. Polydesmidae. Ohne Augen. 19—20 Rumpfringe, 29—31 Fußpaare. Polydesmus. Brachydesmus. Fam. Lysiopetalidae. Zahl der Ringe groß, unbestimmt (38—60 und mehr). Lysiopetalum.

4. Sektion: Opisthospermophora.

Beide Beinpaare des 7. Ringes zu Gonopoden umgewandelt. Spermaleitung nur im hinteren Paar. Fam. Iulidae. Mehr als 32 Ringe (bis 70 und mehr). Iulus. Paraiulus.

II. Unterklasse: Pauropoda.

Fühler mit mehreren Geißeln. Nur ein Paar schwach entwickelter Maxillen. 10 Rumpfsegmente. 9 Beinpaare. Geschlechtsöffnungen an der Basis des zweiten Beinpaares. Tracheen fehlen. Pauropus. Eurypauropus.

III. Unterklasse: Symphyla.

Mit nicht mehr als 12 beintragenden Rumpfsegmenten. Ein Paar verästelte Tracheen, deren Stigmen am Kopfe liegen. Unpaare Geschlechtsöffnung am 4. Segment. Scolopendrella. Fig. 1.

II. Klasse: **Opisthogoneata** (Chilopoda et Hexapoda).

Homonom oder heteronom gegliederte Antennata. Zusammengesetzte Augen und Ocellen kommen vor. Unpaare Geschlechtsöffnung am hinteren Körperende.

I. Unterklasse: Chilopoda.

Körper dorsoventral mehr oder weniger abgeplattet. Jeder Leibesring trägt nur ein Gliedmaßenpaar und entspricht einem Segmente. Auf die Mandibeln folgen 2 Maxillenpaare. Das erste Rumpffußpaar als Kieferfuß an den Kopf gerückt, mit Giftdrüse, welche an der Endklaue ausmündet. Unpaare Geschlechtsöffnung am vorletzten Körpersegment.

I. Ordnung: Anamorpha.

Entwickelung mit nachembryonaler Segmentzunahme.

1. Unterordnung: Anartiostigmata.

Stigmen unpaar, in der dorsalen Mittellinie gelegen. Tracheen dichotomisch verzweigt, ohne Anastomosen. Einzige Familie Scutigeridae. Mit zusammengesetzten Augen. Rumpf besteht aus 15 beintragenden Segmenten. Scutigera.

2. Unterordnung: Artiostigmata.

Stigmen paarig, seitlich gelagert. Tracheen baumartig verästelt. Fam. Lithobiidae. Rumpf besteht aus 15 beintragenden Segmenten. Keine zusammengesetzten Augen, sondern Ocellen. Lithobius. Fig. 5 und 11. Henicops.

II. Ordnung: Epimorpha.

Beim Verlassen des Eies ist die definitive Segmentzahl vorhanden.

1. Unterordnung: Paurometamera.

Nicht mehr als 23 beintragende Rumpfsegmente. Fam. Scolopendridae. Mit 21 oder 23 beintragenden Rumpfsegmenten (das Kieferfußsegment nicht mitgerechnet). Körper langgestreckt. Scolopendra. Cryptops. Plutonium.

2. Unterordnung: Polymetamera.

Zahlreiche (bis 100 und mehr) beintragende Rumpfsegmente. Fam. Geophilidae. Körper sehr lang, mit 31—173 beintragenden Segmenten. Geophilus (31—91). Chaetechelyne (43—75). Himantarium (97—173).

II. Unterklasse: Hexapoda.

Weitere systematische Einteilung derselben s. S. 415.

Sämtliche Gruppen der Antennata mit Ausnahme der Hexapoda wurden früher in der Unterklasse der Myriapoda (Tausendfüßler) vereinigt und den Hexapoda (Insekten) gegenübergestellt. Allein die genauere Kenntnis der Organisation der unter dem Namen Myriapoda vereinigten Gruppen hat ergeben, daß die zwischen Diplopoden und Chilopoden bestehende Aehnlichkeit, wie sie besonders in der Gliederung des Körpers und dem Besitz zahlreicher Beinpaare zum Ausdruck kommt, eine rein äußerliche ist und nicht als Ausdruck einer näheren Verwandtschaft aufgefaßt werden darf. Wenn im weiteren Verlauf der vergleichend-anatomischen Betrachtung die Bezeichnung „Myriapoda“ beibehalten wird, so geschieht dies aus rein praktischen Gründen und mit dem ausdrücklichen Bemerken, daß eine systematische Bedeutung dieser Bezeichnung nicht beigemessen und ein Hinweis auf eine gemeinsame Abstammung der hierhergehörigen Formen damit nicht ausgedrückt werden soll.

Erster Hauptteil der Antennata.

Myriapoda. Tausendfüßler.

Von

Dr. **Marie Daiber,** Zürich.

Mit 30 Figuren im Text.

Wiederholung des Systems (S. 373).

I. Klasse: **Progoneata.**
- I. Unterklasse: **Diplopoda.**
  - I. Ordnung: Pselaphognatha.
  - II. Ordnung: Chilognatha.
    - 1. Unterordnung: Opisthandria.
    - 2. Unterordnung: Proterandria.
      - 1. Sektion: Ascospermophora.
      - 2. Sektion: Colobognatha.
      - 3. Sektion: Proterospermophora.
      - 4. Sektion: Opisthospermophora.
- II. Unterklasse: **Pauropoda.**
- III. Unterklasse: **Symphyla.**

II. Klasse: **Opisthogoneata.**
- I. Unterklasse: **Chilopoda.**
  - I. Ordnung: Anamorpha.
    - 1. Unterordnung: Anartiostigmata.
    - 2. Unterordnung: Artiostigmata.
  - II. Ordnung: Epimorpha.
    - 1. Unterordnung: Paurometamera.
    - 2. Unterordnung: Polymetamera.

I. Aeußere Organisation[1]).

A. Der Körperstamm.

Der Körperstamm besteht aus dem Kopf und einer größeren Anzahl gleichartig ausgebildeter Rumpfsegmente. Der Kopf ist aus mehreren (wahrscheinlich ursprünglich 6) miteinander verschmolzenen Segmenten

1) Es liegt auf der Hand, daß es sich hier bei der Darstellung der äußeren Organisation nur um die allgemeinsten Charaktere handeln kann. Für die speziellen, taxonomisch in hohem Grade wichtigen Verhältnisse muß auf die systematischen Schriften verwiesen werden.

hervorgegangen. Symphyla. Der Rumpf dieser noch manche ursprüngliche Züge verratenden Abteilung (Gattung Scolopendrella) besteht aus 12 deutlichen beintragenden Segmenten und einem Analsegment mit 2 als Spinngriffeln bezeichneten Fortsätzen (Fig. 1). Vielleicht deuten 2 vor den Spinngriffeln liegende Tastapparate als umgewandelte Beine auf die Existenz eines rudimentären 13. präanalen Segmentes hin. Die Gesamtzahl der Rumpfsegmente wäre demnach 13 oder 14. Die Pauropoden mit 10 Rumpfsegmenten (inkl. Aftersegment) weisen eine geringere Segmentzahl auf. Bei den Chilopoden (Fig. 11) und Diplopoden ist die Zahl der Rumpfsegmente eine größere, oft eine sehr beträchtliche (bei Himantarium bis 173). Es ist möglich, daß diese große Segmentzahl nicht eine ursprüngliche Eigentümlichkeit der Chilopoden und Diplopoden, sondern eine sekundär erworbene ist, ähnlich wie die große Segmentzahl bei den Schlangen. Bei den Diplopoden sind nur die 4 vordersten Rumpfringe einfache Segmente, während jeder der darauffolgenden Rumpfringe ein Doppelsegment darstellt.

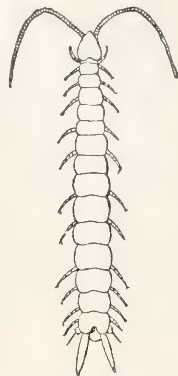


Fig. 1. **Scolopendrella immaculata.** Nach LATZEL 1884.

An den einzelnen Rumpfsegmenten sind folgende Skeletteile zu unterscheiden: eine Rückenplatte (Tergit), 2 Seitenplatten (Pleurite), eine Ventralplatte (Sternit). Bei den meisten Chilognathen sind die Seitenplatten völlig mit der Rückenplatte zu einem einheitlichen Pleurotergit verschmolzen. Die Form der von diesen Skeletteilen gebildeten Chitinröhren ist verschieden. In gewissen Fällen (Iuliden) sind die einzelnen Rumpfsegmente vollkommen zylindrisch und daher auf dem Querschnitt kreisförmig (Fig. 2, *2*); in anderen

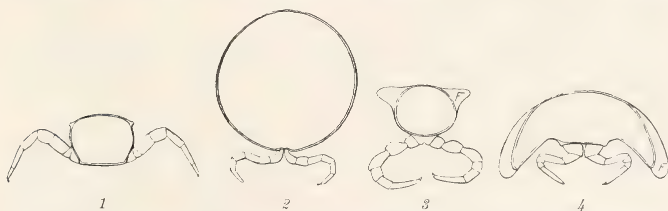


Fig. 2. **Querschnitt durch ein Rumpfsegment.** *1* von einem Scolopender, *2—4* von verschiedenen Diplopoden (*2* Iulus, *3* Polydesmus, *4* Glomeris), *F* seitlicher Fortsatz. Nach BOAS, Lehrb. d. Zool.

Fällen (Polydesmiden) können sie abgeplattet scheinen infolge des Besitzes seitlich vorragender Fortsätze (Fig. 2, *3*) oder tatsächlich abgeplattet sein („ausgehöhlt"), mit konvexer Rückenseite und konkaver Bauchseite wie bei den Glomeriden (Fig. 2, *4*). Die mit Krallen versehenen 7-gliedrigen Extremitäten sind bei den Diplopoden einander paarweise sehr genähert und entspringen dicht nebeneinander an der hinteren Seite der Ventralplatten (Fig. 2, *2—4*). Bei den

Chilopoden sind die Extremitäten eines Paares durch breite Bauchplatten voneinander getrennt (Fig. 2, *1*).

In neuerer Zeit ist von verschiedenen Untersuchern (Verhoeff 1901, 1910, 1911 u. a.) die Ansicht vertreten worden, daß auch die einfachen Segmente der Diplopoden als ursprüngliche Doppelsegmente aufzufassen seien. Maßgebend hierfür ist besonders die Annahme einer Extremitätennatur der im Dienste der Geschlechtsfunktion stehenden Anhänge (Vulven beim Weibchen, Penisbildungen beim Männchen). Die Vulven würden ein vorderes Extremitätenpaar des mit einem Paar gewöhnlicher Gangbeine ausgestatteten Geschlechtssegmentes repräsentieren. Auch die Lagebeziehungen des Tracheensystems, die Strukturverhältnisse der Tergite und die Beschaffenheit der Exuvien werden zugunsten dieser Ansicht geltend gemacht.

B. Die Gliedmaßen (Extremitäten).

Die Gliedmaßen der Myriapoden bestehen aus einer einzigen Reihe von Gliedern. Wir unterscheiden die Gliedmaßen des Kopfes von denjenigen des Rumpfes.

1. Die Gliedmaßen des Kopfes.

Es finden sich, wie bei den Antennaten überhaupt, typisch 4 Paar Kopfgliedmaßen, die man in der Reihenfolge von vorn nach hinten als Antennen (Fühler), Mandibeln, vordere und hintere Maxillen bezeichnet.

Vergleicht man diese Kopfgliedmaßen mit den analogen Gliedmaßen der Krebse, so sieht man, daß den Antennaten das zweite Antennenpaar fehlt.

Passenderweise teilt man die Kopfgliedmaßen selbst wieder in 2 Gruppen, von denen die eine durch das Fühlerpaar, die andere durch die Mundgliedmaßen oder Mundteile (Mandibeln und Maxillen) gebildet wird.

Die Fühler (Antennen) sind stets in einem Paar vorhanden, präoral (auf frühen Embryonalstadien postoral), entspringen von der Stirn, sind vielgliedrig, lang und schlank. Sie sind Tastorgane und zugleich Träger der Spür- und Geruchsorgane und sie empfangen ihre Nerven vom Gehirn.

Die Mundgliedmaßen (Mundteile) zeigen bei den Myriapoden in keinem einzigen Falle bis in alle Einzelheiten die typische Ausbildung, wie sie bei gewissen Antennaten, z. B. den Orthopteren unter den Hexapoden sich findet. Am deutlichsten sind die typischen 3 Mundgliedmaßenpaare der Antennaten bei den Chilopoden zu erkennen. Die Mundwerkzeuge der Chilopoda (Fig. 3) lassen, abgesehen von der Oberlippe (Labrum), die nichts mit Gliedmaßen zu tun hat und dem zur unteren Schlundwand gehörigen Hypopharynx folgende typische Teile unterscheiden:

1. Die Mandibeln (Oberkiefer). Sie bestehen jederseits aus einer relativ kleinen, ungegliederten Kauplatte mit gezähntem oder mit steifen Wimperborsten bewaffneten Kaurande.

2. Die vorderen Maxillen (Unterkiefer).

3. Die hinteren Maxillen, zusammen die Unterlippe (Labium) bildend.

Typischerweise setzt sich jede der beiden Maxillen, sowohl des vorderen als auch des hinteren Paares zusammen aus einem 2-gliedrigen Basalteil (Cardo und Stipes), welcher erstens einen 5-gliedrigen Taster (Palpus maxillaris) und zweitens 2 ungegliederte Kauladen, eine äußere und eine innere (Mala externa und interna) trägt.

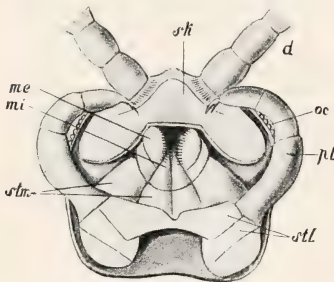


Fig. 3.

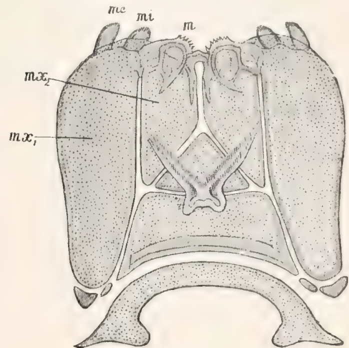


Fig. 4.

Fig. 3. **Lithobius validus.** Der Kopf von unten nach Entfernung des Kieferfußpaares. *a* Antennen, *me*, *mi* äußere und innere Lade des 1. Maxillenpaares, *oc* gehäufte Ocellen, *pl* Taster der Unterlippe oder des 2. Maxillenpaares, *sk* Stirnteil des Kopfschildes, *stl* Stämme des 2. Maxillenpaares, in der Mittellinie verschmolzen, *stm* Stämme des 1. Maxillenpaares. Nach LATZEL 1884.

Fig. 4. **Das Gnathochilarium von Lysiopetalum carinatum (Diplopode).** *m* Kaulade der „hinteren Maxillen" (Unterlippe), *me* und *mi* äußere und innere Kaulade der vorderen Maxillen, mx_1 Stamm der vorderen, mx_2 der hinteren Maxille (?). Nach VOM RATH. (Die in der Benennung der einzelnen Teile zum Ausdruck kommende Auffassung des Gnathochilariums — als aus 2 Extremitätenpaaren entstanden — kann nach den Ergebnissen der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen nicht aufrecht erhalten werden.)

Das vordere Maxillenpaar der Chilopoden besitzt wohlentwickelte Kauladen, aber keine oder nur rudimentäre Taster. Am zweiten Maxillenpaar sind die Taster wohlentwickelt, aber es fehlen die Kauladen. Die Basalteile derselben sind bald getrennt, bald verschmolzen.

Die verschiedenen Abschnitte der Maxillen dürfen vielleicht in der Weise mit den verschiedenen Teilen eines Crustaceen-Spaltfußes verglichen werden, daß der (typischerweise 2-gliedrige) Basalteil (Cardo und Stipes) der Antennatenmaxille dem 2-gliedrigen Protopodit (Coxo- und Basipodit) des typischen Spaltbeines und die 2 Kauladen (Mala externa und interna) den bei Crustaceen an den Protopoditgliedern vorkommenden Kauladen (Lacinia externa und interna) entsprechen würden. Der Palpus der Antennatenmaxille sodann würde den Endopodit (Innenast) des Spaltfußes repräsentieren, während der Exopodit oder Außenast fehlt (GÖLDI 1912).

Diplopoda. Hier sind die Verhältnisse der Mundwerkzeuge kompliziert und lassen sich schwer deuten. Auf die kräftigen Oberkiefer folgt die Unterlippe (Gnathochilarium Fig. 4). Von einzelnen Forschern wurde diese Unterlippe als aus 2 Maxillenpaaren bestehend aufgefaßt. Die in der Abbildung dargestellten Stücke wurden dann so gedeutet, daß die paarigen, je mit einer Kaulade ausgestatteten Hälften des Mittelstückes den Stammstücken hinterer Maxillen (Unterlippe), die beiden, je

mit 2 Kauladen ausgestatteten Seitenstücke aber den Stammteilen vorderer Maxillen entsprechen sollten, Taster fehlen. Die Entwickelungsgeschichte hat jedoch gezeigt, daß das Gnathochilarium der Diplopoden aus der Anlage von nur einem einzigen Extremitätenpaar hervorgeht, welches in der Mediane verschmilzt und sodann jederseits in einen lateralen (Seitenstück) und einen medialen (Mittelstück) Abschnitt zerfällt. Das Gnathochilarium der Diplopoden entspricht dem vorderen Maxillenpaar der Chilopoden und Hexapoden. Das zweite Maxillarsegment der Opisthogoneata ist bei den Diplopoden rudimentär und entbehrt der Extremitäten.

Symphyla. Auf die Mandibeln folgt ein vorderes Maxillenpaar mit rudimentärem Taster und sodann ein hinteres Maxillenpaar ohne Taster, mit Kauladen.

Die Mundteile der Pauropoda sind ebenfalls schwach entwickelt und lassen außer den Mandibeln ein zu einer Art Unterlippe verschmolzenes Maxillenpaar unterscheiden, das dem Gnathochilarium der Diplopoden und dem 1. Maxillenpaar der Opisthogoneaten homolog sein dürfte. Der Mundapparat der Pauropoden ist zum Saugen eingerichtet.

2. Die Gliedmaßen des Rumpfes.

Wie bei den Protracheaten, so ist auch noch bei den Myriapoden jedes Rumpfsegment mit einem Gliedmaßenpaar ausgestattet. Die Rumpfgliedmaßen sind deutlich gegliedert und bestehen aus mehreren Gliedern, deren Zahl (meist 7) und Beschaffenheit systematisch äußerst wichtig ist. Bei den Chilopoden rückt das erste Rumpffußpaar als Kieferfußpaar (Fig. 5, *3* und 11 *kf*) an den Kopf. Es ist sehr kräftig, zangenförmig. Seine Basalglieder sind in der ventralen Mittellinie zu einer Platte verschmolzen. An der Endklaue mündet eine im Kieferfuß selbst liegende Giftdrüse aus.

Bei den Diplopoden (Fig. 6) tragen die Doppelsegmente, also die auf den 4. Rumpfring folgenden Ringe je 2 Beinpaare, während die vordersten Ringe (einfache Segmente) nur mit je einem

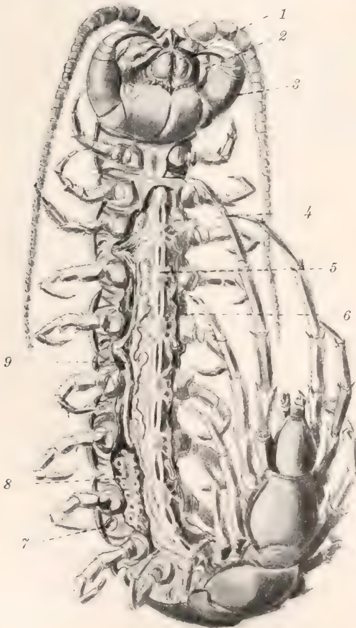


Fig. 5. **Lithobius forficatus** ♀, von der Bauchseite geöffnet. *1* vordere Maxille (die Mandibel verdeckend), *2* hintere Maxille, *3* Kieferfuß, *4* Speicheldrüse, *5* Bauchmark, *6* Malpighische Gefäße, *7* Stigma, *8* Ovarium, *9* Tracheenstamm. Nach Pfurtschellers Wandtafeln.

Beinpaare ausgestattet sind. Einer der 4 vordersten Ringe, und zwar ursprünglich stets der erste, kann gliedmaßenlos sein. Dieses der Extremitäten entbehrende, auch als Postmaxillarsegment bezeichnete 1. Rumpfsegment entspricht dem 2. Maxillensegment der Chilopoden und Insekten. Es ist rudimentär. Sein dorsaler Abschnitt (Tergit) bleibt erhalten und bildet beim erwachsenen Tier das sog. Halsschild oder Collum. Sein ventraler Abschnitt (Sternit) schließt sich als sog. Hypostoma an das Gnathochilarium an. Extremitäten fehlen.

Im Gegensatz hierzu ist neuerdings auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen einer Polydesmusart von LIGNAU (1911 und 1911 a)[1]) die Ansicht vertreten worden, daß das 1. Beinpaar ursprünglich dem 1. Rumpfsegment (Collumsegment) angehöre.

(Bei den Pauropoden befinden sich am ventralen Abschnitt des Collumsegmentes 2 gegliederte kleine Anhänge, die als Rudimente von Extremitäten gedeutet worden sind. SILVESTRI 1902.)

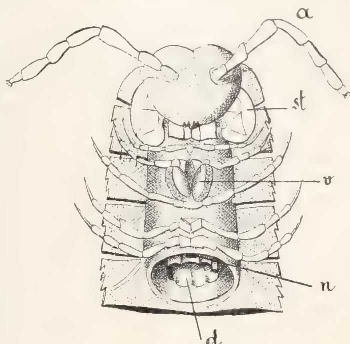


Fig. 6. **Vorderes Körperende eines weiblichen Polydesmus complanatus,** von der Bauchseite. *a* Antenne, *d* Darm, *n* Bauchmark, *st* Stämme der Oberkiefer, *v* Vulven (Mündungen der weiblichen Geschlechtsorgane). Nach LATZEL 1884.

Infolge von Verschiebungen während der Entwickelung kann dann aber schließlich nicht das 1., sondern das 2. (Polydesmus) oder das 3. (Iulus, Craspedosma) der 4 einfachen Segmente der Gliedmaßen entbehren.

Diese Verschiebung der Beinpaare nach vorn kann embryonal oder postembryonal stattfinden: Polydesmus zeigt beim Verlassen des Eies das vorderste Beinpaar bereits an das 1. Segment gerückt; bei Iulus dagegen erscheint das 1. Segment noch beim jungen Tier nach der ersten Häutung extremitätenlos.

Bei Polyxenus sind sämtliche 4 einfachen Rumpfsegmente mit je einem Extremitätenpaar ausgestattet.

Die Extremitäten des 7. Ringes sind beim Männchen der Diplopoden gewöhnlich zu Kopulationsorganen umgewandelt.

II. Das Integument.

Das Integument ist nach dem nämlichen Typus wie bei allen übrigen Arthropoden gebaut. Den Körper überzieht in Form eines Exsoskelettes eine chitinige Cuticula, welche bald dicker, bald dünner, an den verschiedenen Abschnitten des Körpers und seiner Anhänge verschiedene Modifikationen darbieten kann. Bei den Diplopoden ist derselben meist Kalk eingelagert. Die Kenntnis der Beschaffenheit des Exoskelettes an

---

1) Leider kann die in russischer Sprache veröffentlichte Arbeit (1911 a) hier nicht berücksichtigt werden.

den verschiedenen Körperteilen ist systematisch von großer Bedeutung, ebenso die Kenntnis der Borsten, Haare, Stacheln usw., welche in die Kategorie der Cuticularbildungen gehören. Das die Chitincuticula produzierende Körperepithel, die Epidermis, wird (unzutreffenderweise) häufig als „Hypodermis“ bezeichnet.

Bei den Häutungen, welche das Wachstum der Larven begleiten, wird dss ganze Exoskelett mitsamt der chitinigen Intima der damit ausgestatteten Darmabschnitte und mitsamt der chitinigen Intima der Tracheen und Ausführungsgänge von Drüsen abgeworfen. Die abgestreiften Chitinhäute werden als Exuvien bezeichnet.

Hautdrüsen sind bei den Myriapoden weit verbreitet. Das Integument der Chilopoden ist ausgezeichnet durch einen Reichtum an einzelligen Epidermisdrüsen (modifizierte Epidermiszellen), welche durch einen feinen Porenkanal nach außen münden und besonders am Kopf in großer Zahl vorhanden sind. Auch der feste Chitinpanzer der Diplopoden wird von zahlreichen Drüsenporen durchsetzt. Das Sekret dieser Drüsen ist vielleicht beim Häutungsprozeß von Bedeutung.

Weit verbreitet sodann sind die einer Anzahl von Extremitäten zukommenden Coxaldrüsen. Solche Drüsen münden bei Chilopoden an den Hüften der 4—5 letzten Beinpaare, an den sog. „Pleuren“ des letzten beintragenden Segmentes und am Aftersegment. Bei Diplopoden entsprechen solchen Drüsen ausstülpbare Säckchen, die bei Lysiopetaliden am Hüftgliede des 3.—16. Beinpaares, bei Polyzoniden vom 3. Beinpaar an an sämtlichen Beinpaaren vorkommen mit Ausnahme einiger hinterster Paare. Sie finden sich in beiden Geschlechtern. Die Beinpaare des 8. Ringes von Craspedosoma besitzen beim Männchen ausstülpbare Säckchen, die bei der Uebertragung des Samens eine Rolle spielen und als modifizierte Coxaldrüsen zu betrachten sind. Beim Weibchen findet sich an den Vulven (im 2. Segment) ein ähnliches Drüsenpaar. (Erstere sind darum auch als modifizierte Extremitäten, das sie tragende einfache Segment als ein ursprüngliches Doppelsegment aufgefaßt worden.) Auch die an den Hüften des 2. Beinpaares mancher Iuliden sich findenden Kittdrüsen sind wahrscheinlich als modifizierte Coxaldrüsen zu betrachten. Ihr Sekret dient der Verkittung des Spermas. Aehnliche Drüsen finden sich an den Segmenten des 7. Ringes der Chordeumidae und vieler Iuliden.

Symphyla. An den Coxalgliedern der Beine von Scolopendrella finden sich ausstülpbare drüsige Säckchen (Fig. 7, *cd*), welche vornehmlich am 3.—11. Rumpffußpaar deutlich zu unterscheiden sind. Nach außen von diesen Coxalsäckchen, die den Coxaldrüsen der übrigen Myriapoden und der Protracheaten homolog sein dürften, findet sich je ein griffelförmiger Anhang (*hs*), welcher als ein modifizierter Fortsatz (Gelenksporn) des Hüftgliedes betrachtet werden muß. (Es ist versucht worden, die Coxalgriffel von Scolopendrella im Gegensatz hierzu als Rudimentärbeine („Parapodien“) zu betrachten, die eine eigene rudimentäre Coxaldrüse besitzen sollen. Die betreffenden Segmente werden infolgedessen als ursprüngliche Doppelsegmente aufgefaßt (Schmidt 1895). Demgegenüber ist zu bedenken, daß auch bei den Protracheaten in gewissen Fällen 2 Paar Coxaldrüsen in ein und demselben Segmente vorkommen. Die Extremitätennatur der griffelförmigen Anhänge von Scolopendrella ist daher mit dem etwaigen Vorhandensein eines zweiten Coxaldrüsenpaares in dem betreffenden Segment nicht bewiesen.) Spinndrüsen. Scolopendrella besitzt 2 Spinndrüsen,

die an der Spitze der Spinngriffel (*sg*) am Endsegment des Körpers nach außen münden (*dg*). Diese Drüsen gehören wahrscheinlich ebenfalls in die Kategorie der Coxaldrüsen und lassen die Spinngriffel als umgewandeltes letztes Gliedmaßenpaar erscheinen. Unter den Diplopoden findet sich bei Craspedosoma auf dem Analsegment jederseits ein kegelförmiger Fortsatz, in den je ein Paar mächtiger Spinndrüsen (Fig. 10, *spdr*) einmündet (Cocongespinst). Auch die schon erwähnten, bei Chilopoden durch die Analporen des Aftersegmentes und durch die Pleuralporen des letzten beintragenden Segmentes ausmündenden Drüsen sollen Spinndrüsen sein, ebenso die kleinen, mit kurzem, weitem Ausführungsgang versehenen Drüsensäckchen an den Hüften der 4—5 letzten Beinpaare von Lithobius.)

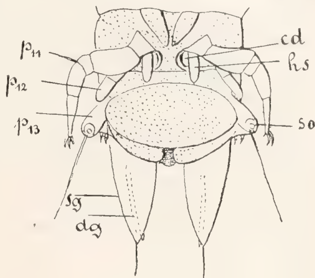


Fig. 7. **Hinteres Leibesende von Scolopendrella immaculata**, von der Bauchseite. *cd* Coxaldrüse des 11. Beinpaares, *dg* Ausführungsgang der Spinndrüse, *hs* Hüftsporn des 11. Beinpaares, p_{11} 11., p_{12} 12. unentwickeltes, p_{13} 13. umgewandeltes Beinpaar, welch letzteres ein Tastorgan (*so*) trägt, *sg* Spinngriffel. Nach LATZEL 1884.

Zu den auf der äußeren Haut mündenden Drüsen kann man auch die Speicheldrüsen rechnen, da sie in unmittelbarer Nähe des Mundes ausmünden. Sie sind bei den Myriapoden wie bei den Antennaten überhaupt weit verbreitet und liegen zu Seiten des Vorderdarmes im Kopf oder in der Brust. Die Diplopoden besitzen jederseits 3 Paar Speicheldrüsen. Die Drüsen eines Paares sowohl als einer Seite münden getrennt voneinander, jede durch einen besonderen Ausführungsgang. Die Drüsen eines und desselben Paares können in gewissen Fällen zu einer gemeinsamen Masse verschmolzen sein, die Ausführungsgänge bleiben stets getrennt. Die chitinige Intima der Ausführungsgänge kann in ähnlicher Weise wie bei den Tracheen in einer Spirale verdickt erscheinen. Die 2 vorderen Paare münden vorn in die Mundhöhle. Das 3. auch als tubulöse Drüse bezeichnete Paar mündet am Gnathochilarium nach außen. Polyxenus besitzt noch ein 4., zu Seiten des Mitteldarmes, in den Seitenteilen von Segment 1 und 2 liegendes Drüsenpaar (Thoraxdrüse). Die Mündung der feinen Ausführungsgänge ist unbekannt. Die tubulöse Drüse von Craspedosoma (Fig. 10, S. 386) beginnt jederseits mit einem zartwandigen Endsäckchen (*cbl*), an das ein zu Seiten des Oesophagus verlaufender Drüsenkanal sich anschließt. In der Gegend des Mitteldarmes biegt derselbe auf sich selbst zurück, verläuft nach vorn und mündet durch einen mit Chitin ausgekleideten Ausführungsgang am Gnathochilarium nach außen. Die Funktion dieser Drüse ist nicht sicher festgestellt. Vielleicht liefert sie ein Cellulose lösendes Sekret, das vor Aufnahme der Nahrung auf dieselbe abfließt. — Nach den experimentellen Untersuchungen von BRUNTZ (1904) ist die tubulöse Drüse von Glomeris und wahrscheinlich auch anderer Diplopoden exkretorisch tätig.

Wohl mit Recht ist die tubulöse Drüse der Diplopoden mit einem Peripatus-Segmentalorgan (Cölomodukt) verglichen worden.

Unter den Chilopoden kommen bei gewissen Gattungen (Scolopendra, Scutigera) 5 Drüsenpaare vor, die teils im Kopf, teils zu Seiten des Oesophagus gelegen sind und durch paarige Ausführungsgänge nach außen münden. Sie werden in ihrer Gesamtheit auch als „Kopfdrüsen" bezeichnet. Lithobius besitzt nur 3 Drüsenpaare. Beim mittleren derselben besteht jede Drüse aus einem zartwandigen, im hinteren Kopfteil gelegenen Endsäckchen, das durch einen kurzen Verbindungskanal mit einem dickwandigen Drüsensäckchen in Verbindung steht. Die Drüsensäckchen beider Seiten münden dicht nebeneinander, an der Ventralseite, zwischen den Maxillen nach außen.

Pauropus besitzt 3 Paar Speicheldrüsen, von denen das vorderste, zwischen den Mandibeln und dem Gnathochilarium mündende Paar lang und schlauchförmig, die beiden folgenden Paare traubenförmig ausgebildet sind. Das 2. Paar besteht jederseits aus wenig zahlreichen, büschelförmig vereinigten einzelnen Drüsenzellen, deren vereinigte Ausführungsgänge an der Spitze des Gnathochilariums nach außen münden. Die Mündung des überaus feinen Ausführungsganges des hintersten Paares befindet sich wahrscheinlich am Dache der Mundhöhle.

Scolopendrella besitzt ein einziges Paar großer, in die Mundhöhle sich öffnender Speicheldrüsen mit tracheenartigen Ausführungsgängen.

Was den morphologischen Wert dieser Drüsen anbetrifft, so kann man in Anbetracht der bei den Protracheaten bestehenden Verhältnisse zu der Vermutung kommen, daß die Spinndrüsen in die Kategorie der Coxaldrüsen und parapodialen Borstendrüsen gehören und daß die Speicheldrüsen der Myriapoden wie diejenigen der Protracheaten umgewandelte Cölomodukte sind. Dies gilt besonders von der tubulösen Drüse der Diplopoden, deren mesodermale Entstehung festgestellt ist (Heathcote 1899).

Im Gegensatz zu den Befunden bei den Diplopoden sollen bei Scolopendra sämtliche Drüsen des Kopfes ektodermaler Herkunft sein und keinerlei Beziehungen zum Cölom verraten (Heymons 1901).

Völlig unbestimmbar nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen ist der morphologische Wert folgender für die Myriapoden noch zu nennender Drüsenkategorien: Stink- oder Wehrdrüsen kommen bei den



Fig. 8.

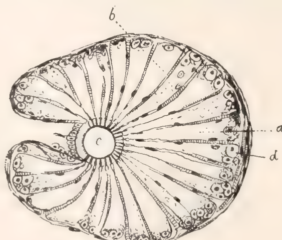


Fig. 9.

Fig. 8. **Endklaue des Kieferfußes von Scolopendra cingulata,** geöffnet. *c* Ausführungsgang, *g* Giftdrüse, *o* Mündung des Ausführungsganges. Nach Duboscq aus Fredericq 1910.

Fig. 9. **Querschnitt durch die Giftdrüse von Scolopendra cingulata.** *a* Drüsenröhren, *b* Muskelfaser, *c* Ausführungsgang, *d* Drüsenzellen. Nach Duboscq aus Fredericq 1910.

Diplopoden vor. Sie münden durch die paarigen „Foramina repugnatoria“ auf der Rückenseite einer wechselnden Anzahl von Rumpfsegmenten aus. (Das Sekret der Wehrdrüsen enthält bei Paradesmus [= Fontaria] gracilis Blausäure.) Die Wehrdrüsen sind rein ektodermaler Natur und können daher nicht als modifizierte Cölomodukte betrachtet werden. In die Kategorie der Wehrdrüsen gehören vielleicht die Ventraldrüsen der Geophiliden unter den Chilopoden. Bei Chaetechelyne münden in jedem Segment zahlreiche einzellige Drüsen durch Poren, die zu einer Scheibe vereinigt sind. Die manchen Geophiliden zukommende Fähigkeit der Phosphoreszenz soll auf der an der Luft erfolgenden Oxydation des Sekretes der Ventraldrüsen beruhen. Die Kieferfüße der Chilopoden enthalten eine Giftdrüse, deren äußere Oeffnung in der Endklaue liegt (Fig. 8 und 9).

III. Die Muskulatur.

Ein zusammenhängender Hautmuskelschlauch, wie er für die Anneliden charakteristisch ist, kommt nicht vor. Hand in Hand mit der Ausbildung eines festeren Exoskelettes an Stelle des cuticularen Hautüberzuges geht bei den Arthropoden die Auflösung des einheitlichen Hautmuskelschlauches, die Lokalisation einzelner segmentaler Muskelgruppen. Der größte Teil der Muskeln des Stammes dürfte sich auf ein paariges System dorsaler und ventraler intersegmentaler Längsmuskeln zurückführen lassen. Entsprechend der homonomen Gliederung des Körperstammes wiederholt sich bei den Myriapoden die Muskulatur in gleichartiger Weise in allen Rumpfsegmenten. Im übrigen erscheint die Muskulatur in eine große Zahl von Einzelmuskeln aufgelöst, die zur Bewegung der Segmente, des Kopfes, der Gliedmaßen und ihrer einzelnen Glieder, der Mundteile, Stacheln usw. in bestimmter zweckentsprechender Weise angeordnet sind.

Die Körpermuskulatur ist quergestreift.

IV. Der Darmkanal.

Der Mund liegt am Kopf zwischen den Mundteilen, der After am Endsegmente des Körpers. Der Darmkanal nimmt einen gestreckten Verlauf durch den Körper, ist also nicht länger als der letztere (Fig. 17, S. 393). Nur bei Glomeris zeigt er in seinem hinteren Teile Windungen. Stets zerfällt er in die bekannten 3 Abschnitte: den aus dem ektodermalen Stomodäum hervorgehenden Vorderdarm, den entodermalen Mitteldarm und den aus dem ektodermalen Proktodäum hervorgehenden Enddarm. Die für die Antennaten charakteristischen faden- oder schlauchförmigen Divertikel des Enddarmes, die als Exkretionsorgane funktionieren und den Namen der Malpighischen Gefäße erhalten haben, sind bei den Myriapoden in 1–2 Paaren vorhanden. Die am Mund oder in der Nähe desselben ausmündenden Speicheldrüsen sind schon besprochen worden.

Diplopoden. Der Vorderdarm zerfällt in 2 Abschnitte, eine geräumige Mundhöhle und einen mit Chitin ausgekleideten Oesophagus, der in seinem hinteren Teil durch in das Lumen vorspringende Längssepten stark verengt sein kann. („Kaumagen“.) Der Mitteldarm ist

der sezernierende und resorbierende Abschnitt des Verdauungskanales. Er wird in seiner ganzen Länge, besonders aber in seinem Anfangsteil von einer Schicht drüsiger Zellen umgeben. Diese sog. „Leberschicht" entspricht wahrscheinlich den bei anderen Arthropoden beobachteten „Leberschläuchen". Der Enddarm ist wiederum von Chitin ausgekleidet. Seine Grenze gegen den Mitteldarm ist äußerlich nicht kenntlich, innen jedoch häufig durch eine ringförmige Klappe gekennzeichnet. (Der letzte Teil des Enddarmes kann bei gewissen Formen nach außen vorgestülpt werden und als Haftapparat beim Klettern dienen [Craspedosoma] oder beim Nestbau Verwendung finden, Polydesmus.) Die Muskulatur ist am Mittel- und Enddarm so angeordnet, daß auf eine innere Ringmuskelschicht eine äußere Längsmuskelschicht folgt. Am Oesophagus ist die Reihenfolge eine umgekehrte (äußere Ring-, innere Längsmuskelschicht). Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt der Darmkanal der Chilopoden. Bei Cryptops endigt der $^2/_3$ der gesamten Darmlänge einnehmende Vorderdarm mit einer ampullenartigen Erweiterung, in welcher zahlreiche, nach vorn gerichtete, mit Stachelhaaren besetzte Vorsprünge eine Art Reusenapparat bilden. Diese auch anderen Scolopendriden zukommende Darmreuse fehlt bei Lithobius. Hier ist die Innenwand des Vorderdarmes in dessen hinterem Abschnitt mit zahlreichen Dörnchen besetzt.

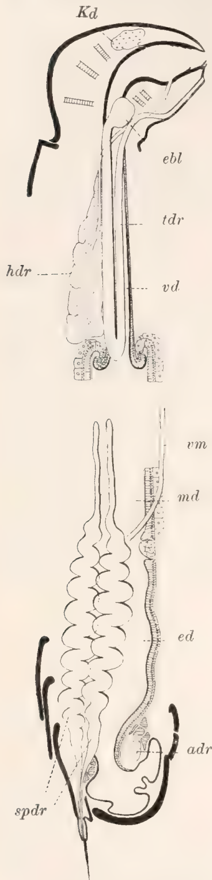


Fig. 10. **Darmkanal von Craspedosoma simile,** schematisch: *adr* Afterdrüse, *ebl* Endbläschen der tubulösen Drüse, *ed* Enddarm, *hdr* hintere Speicheldrüse, *Kd* Kopfdrüse, *md* Mitteldarm, *spdr* Spinndrüsen, *tdr* tubulöse Drüse, *vd* Vorderdarm. *vm* Vasa Malpighii. Nach Wernitzsch 1910.

Die Malpighischen Gefäße. Es sind langgestreckte, fadenförmige Anhänge, welche als Ausstülpungen des Proktodäums angelegt werden. Sie münden in den Anfangsteil des Enddarmes. Sie stellen die typischen Exkretionsorgane der Antennaten dar.

Die Chilopoden besitzen 2 Paare, sämtliche Progoneaten nur ein einziges Paar Malpighischer Gefäße. Auch bei Pauropus sind dieselben — entgegen früheren Angaben — vorhanden, und zwar in einem Paar wie bei den Diplopoden und Symphylen (Silvestri 1902).

Bei Diplopoden kommen außer den Malpighischen Gefäßen noch weitere in den Enddarm mündende Drüsen vor, die als Analdrüsen bezeichnet werden. Polydesmus besitzt im weiblichen Geschlecht große paarige Analdrüsen, Craspedosoma in beiden Geschlechtern ein Paar kleiner Afterdrüsen.

V. Das Nervensystem.

Das Nervensystem der Antennaten ist nach dem Typus desjenigen der Anneliden gebaut und, schematisch dargestellt, von ursprünglich folgender Beschaffenheit: Ein vorn und über dem Schlund liegendes, aus 2 symmetrischen Hälften bestehendes Gehirn oder Oberschlundganglion steht durch 2 Konnektive in Verbindung mit einer unter dem Darmkanal verlaufenden gegliederten Ganglienkette (Bauchmark), deren Gliederung mit derjenigen des Körpers übereinstimmt. Die einander in der ventralen Mittellinie sehr genäherten Ganglien eines Paares stehen miteinander durch kurze Querkommissuren, mit den entsprechenden Ganglien des vorhergehenden und des nachfolgenden Segmentes durch Konnektive (Längskommissuren) in Verbindung. Die Konnektive, welche das vorderste Ganglienpaar der Bauchganglienkette, das Unterschlundganglion, mit dem Oberschlundganglion oder Gehirn verbinden, umfassen den Schlund und stellen den Schlundring (Schlundkommissuren) dar. Dieses Schema erscheint bei den verschiedenen Abteilungen der Antennaten in verschiedener Weise und in verschiedenem

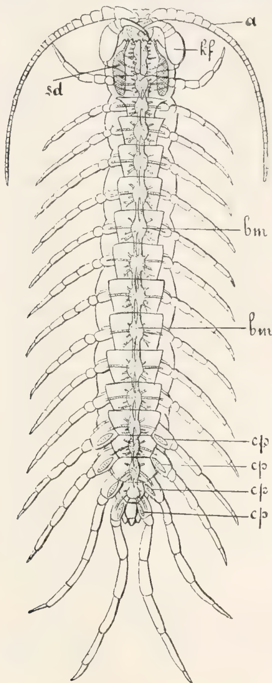


Fig. 11.

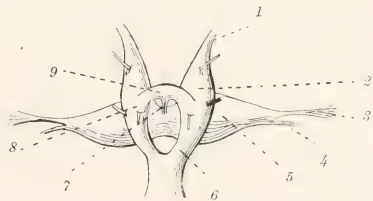


Fig. 12.

Fig. 11. **Lithobius forficatus,** von der Bauchseite gesehen. *a* Antennen, *bm* Bauchmark, *cp* Hüft- oder Coxalporen, *Kf* Kieferfüße, *sd* Speicheldrüsen. Nach Leuckart.

Eig. 12. **Gehirn von Lithobius forficatus,** von der Unterseite. *1* Antennennerv, *2* Mittelhirn, *3* Augennerv, *4* N. tömösvaryi, *5* Vorderhirn, *6* Schlundring, *7* N. recurrens, *8* Hinterhirn, *9* Hirnbrücke. Nach Saint Remy 1887.

Grade modifiziert. Vor allem sind stets sowohl im Gehirn als auch im Unterschlundganglion eine Reihe von Ganglienpaaren (unter Verkürzung der sie verbindenden Konnektive) aneinander gelagert und zu einer Ganglienmasse verschmolzen, deren ursprüngliche Zu-

sammensetzung aus mehreren Ganglien in gewissen Fällen äußerlich nicht mehr zu erkennen ist.

Das Nervensystem der Myriapoden tritt in der für die Antennaten charakteristischen Form auf und besteht aus dem Gehirn (Oberschlundganglion), den Schlundkonnektiven und dem gegliederten Bauchmark. An dem im Kopfe über dem Schlunde gelegenen Gehirn lassen sich folgende Abschnitte unterscheiden: 1. das Vorderhirn oder Protocerebrum, 2. das Mittelhirn oder Deuterocerebrum, 3. das Hinterhirn oder Tritocerebrum. Das Protocerebrum besteht aus den median verschmolzenen Lobi frontales, von welchen die Nerven für die Tömösvaryschen Organe abgehen und den lateral sich anschließenden Lobi optici, aus denen die Augennerven entspringen. Das Deuterocerebrum wird durch die Antennenganglien repräsentiert, die sich in die Antennennerven fortsetzen. Das Mittelhirn liegt ventral vom Vorderhirn, in manchen Fällen weit nach vorne gerückt (Fig. 12, *2*). An seinem hinteren Ende geht das Deuterocerebrum ohne scharfe Grenze in das Tritocerebrum über. Die beiden Hälften des Hinterhirnes verschmelzen in gewissen Fällen mit dem an der Ventralseite des Gehirnes gelegenen (zum sympathischen Nervensystem gehörenden) Ganglion frontale zu einer gemeinsamen Masse, die als Pons (Hirnbrücke, pont stomato-gastrique) bezeichnet wird (Fig. 12, *9*). Sie stehen nach hinten durch die Schlundkonnektive mit dem Unterschlundganglion in Verbindung. Bei den Diplopoden sind die beiden Hälften des Tritocerebrums durch eine unter dem Schlund verlaufende Querkommissur miteinander verbunden. Bei Scutigera unter den Chilopoden ist diese Querkommissur rudimentär. Bei den übrigen Chilopoden scheint sie zu fehlen, doch sind innerhalb des Gehirns quer verlaufende Fibrillenzüge als Reste derselben nachgewiesen.

Von den am Aufbau des Gehirns beteiligten Abschnitten kommt nur dem Vorderhirn eine ursprünglich präorale Lage zu. Mittel- und Hinterhirn dagegen sind, wie die Entwickelungsgeschichte zeigt, als die nach vorn verlagerten 2 vordersten Ganglienpaare der Bauchganglienkette zu betrachten. (Daß die sie verbindenden Fibrillenzüge [Querkommissuren] über dem Schlund verlaufen (nur bei den Diplopoden ist die Tritocerebralkommissur postösophageal), erklärt sich aus der Ontogenie: die Querkommissuren entwickeln sich relativ spät, nach vollzogener Verlagerung der betreffenden Ganglien in die definitive präorale Lage.)

An dem Bauchmark können wir immer einen Kopfteil von einem Rumpfteil unterscheiden. Der erstere wird durch das untere Schlundganglion gebildet, welches aus den verschmolzenen, beim Embryo gesondert angelegten Ganglien der Mundgliedmaßen zusammengesetzt ist. Das Bauchmark des Rumpfes zeigt sich in ursprünglicher, nicht konzentrierter Gestalt und besteht aus ebensovielen durch Konnektive verbundenen Doppelganglien als Rumpfsegmente vorhanden sind. Aus den Ganglien des Rumpfbauchmarkes entspringen die Nerven für Haut, Muskulatur und Drüsen des Rumpfes und seiner Gliedmaßen. Die beiden Ganglien eines Doppelganglions sind immer dicht aneinander gelagert und machen den Eindruck eines einzigen, aus 2 symmetrischen Hälften bestehenden Knotens, doch bleiben die

die aufeinanderfolgenden Ganglien verbindenden Konnektive (Längskommissuren) meist getrennt.

Bei den Pauropoden und Symphylen stellt das Bauchmark einen medianen, mit den Ganglien entsprechenden, aufeinanderfolgenden Anschwellungen versehenen Strang dar, an welchem die Konnektive nicht gesondert sind. Ebenso sind bei Polyxenus unter den Diplopoden die einzelnen Ganglien der Bauchganglienkette nicht deutlich voneinander abgegrenzt. Gewöhnlich bildet das vorderste Rumpfganglion (Symphyla; Polyxenus) mit dem unteren Schlundganglion eine Masse, an der sich aber die ursprüngliche Zusammensetzung meist bei genauerer Untersuchung erkennen läßt. Das Segment der Kieferfüße der Chilopoden besitzt beim Embryo ein selbständiges Ganglienpaar. Beim Erwachsenen erscheint dasselbe mit dem Unterschlundganglion verschmolzen. Auf das Ganglion der Endbeine folgt bei den Chilopoden noch ein kleines Genitalganglion. Bei Polyxenus endigt die Bauchganglienkette hinter dem letzten Beinpaar mit einer Anhäufung von Ganglienzellen.

Die Doppelsegmente der Diplopoden besitzen je 2 Ganglien.

Ein sympathisches Nervensystem ist meist vorhanden. (Bei Pauropoden konnte keine Spur eines solchen aufgefunden werden.) Dasselbe besteht bei Scutigera aus einem kleinen, zwischen Oberschlundganglion, Schlundkonnektiven und Oesophagus gelegenen Ganglion frontale und dem davon ausgehenden, über dem Darm verlaufenden Nervus recurrens.

Das Ganglion frontale kann während der Ontogenese mit dem Gehirn verschmelzen, also beim Erwachsenen scheinbar fehlen. Lithobius, Scolopendra und Henicops zeigen dieses Verhalten (Herbst 1891, Heymons 1897). Bei Chilopoden kommt ein dorsaler Herznerv vor. Derselbe enthält Ganglienzellen eingelagert (Duboscq 1898). Sein Zusammenhang mit dem Gehirn konnte nicht nachgewiesen werden.

VI. Sinnesorgane.

A. Augen.

Wir können bei den Antennaten die einlinsigen Augen oder Ocellen von den viellinsigen oder zusammengesetzten Augen (Facettenaugen) unterscheiden.

Die Myriapoden besitzen Ocellen auf der Rückenseite des Kopfes, und zwar gewöhnlich in größerer Anzahl jederseits in einem Haufen dichtgedrängt zusammenstehend. Nur Scutigera besitzt jederseits ein zusammengesetztes Auge, das aber in mancher Beziehung in seinem Baue von dem zusammengesetzten Auge der Insekten abweicht. Den Geophiliden, manchen Scolopendriden und Lithobiiden fehlen die Augen.

Die Ocellen der Myriapoden sind einschichtige Grubenaugen (Napfaugen). Der einzelne Ocellus stellt eine becherartige Einsenkung der Epidermiszellen dar. Ueber dem Ocellus ist das Chitin zu einer Linse verdickt, die mehr oder weniger tief in den Becher hineinragt. Die an den Seitenwänden und auf dem Boden des Bechers stehenden Epidermiszellen bilden die Retina. Jede

Retinazelle steht an ihrer Basis mit einer Nervenfaser in Verbindung und trägt an ihrem gegen die Augenachse gerichteten, distalen Ende eine Anzahl bürstenförmig angeordneter Härchen oder Stiftchen. Auf einem Längsschnitt (Fig. 13) erscheinen daher die Sehzellen an ihrem distalen Ende mit einem Stiftchen„saum“ ausgestattet. — Die Epidermiszellen am Rande des Bechers können sich vorübergehend (vor jeder Häutung bei Scolopendra) oder dauernd (Lithobius) nach innen vorschieben. In letzterem Fall werden solche zwischen Linse und Retina liegende, modifizierte Epidermiszellen als Glaskörper bezeichnet. Von den Glaskörperzellen wird ontogenetisch sowohl als nach jeder Häutung die Linse gebildet („lentigene“ Zellen).



Fig. 13. **Medianschnitt durch ein Auge von Lithobius forficatus.** (Der Abgang des Sehnerven ist im Schnitt nicht getroffen). *1* Linse, *2* Hypodermiszellen, *3* Stiftchensaum, *4* Kern einer Bindegewebszelle, *5* Neurofibrillen, *6* Nervenfortsatz, *7* Glaskörperzelle. Nach Hesse 1901.

Im zusammengesetzten Auge von Scutigera, das aus einer Anzahl eng aneinandergeschmiegter Einzelaugen besteht, zeigt jedes Einzelauge (Omma) unter einer schwach bikonvexen Linse einen kegelförmigen, mit der Spitze zwischen die Retinazellen sich einsenkenden sog. „Kristallkörper“. Die Sehzellen sind in 2 Etagen angeordnet, deren obere den Kristallkörper trichterartig umgibt, während in der unteren die Zellen zentral aneinander stoßen. An dem distalen Rande der Sehzellen, der Augenachse zugekehrt, finden sich wiederum die lichtrezipierenden Elemente, die Stäbchen. Dieselben sind im unteren Kranze der Sehzellen zu einem einheitlichen Gebilde verschmolzen, dem sog. Rhabdom. (Das Verschmelzungsprodukt der Stiftchen ein und derselben Zelle wird als Rhabdomer, dasjenige der Rhabdomere mehrerer aneinanderstoßender Sehzellen als Rhabdom bezeichnet.) Der Kristallkörper in den Ommen des Scutigeraauges darf als dem Glaskörper des Lithobiusauges homolog betrachtet werden. (Die Kristallkörpersegmente gehen aus Zellen hervor, deren Kerne jedoch nur auf frühen Entwickelungsstadien zu beobachten sind. Adensamer 1893.)

Die Einzelaugen von Scutigera sind durch fadenförmige pigmentführende Epidermiszellen voneinander getrennt. Bei den übrigen Myriapoden sind meist die Retinazellen selbst pigmentführend.

Nach den umfassenden, vergleichenden Untersuchungen von Hesse sind auch in den Augen der Myriapoden die rezipierenden Endorgane der Sehzellen „Stiftchensäume“, d. h. freie Endigungen von Neurofibrillen. Bei den Myriapoden ragen diese Fibrillenenden oder Stiftchen über das distale Ende der Sehzellen vor. Jedes Stiftchen setzt sich in eine Neurofibrille fort, welche die Zelle durchzieht und an deren Basis in eine Nervenfaser eintritt.

(In den Ocellen der Scolopendriden sind an Stelle des Stiftchensaumes röhrenförmige Stäbchen ausgebildet. Sie entstehen ontogenetisch aus den Randpartien der Zellenden. Ihre Wandung wird gebildet durch

eng aneinander liegende verdickte Enden von Neurofibrillen, welche durch den Hohlraum des Stäbchens und den Körper der Sehzelle hindurch zur Nervenfaser verlaufen.)

B. Geruchsorgane. Geschmacksorgane.

Der Sitz des Geruchssinnes ist in den Antennen zu suchen. Als spezifische Geruchsorgane gelten kurze, oft zapfen-, kegel- und kolbenförmige, an der Spitze meist offene Fortsätze, welche entweder frei, oder am Grunde von Grübchen an den Antennen sich finden. Unter jedem Riechzapfen besitzt die Cuticula einen Porus, durch welchen Fibrillen eines epidermalen Ganglions in den Zapfen hineintreten (Fig. 14). Aehnliche Endapparate, welche am Gnathochilarium der Diplopoden zur Beobachtung gelangten, sind vielleicht als Geschmacksorgane zu deuten. Spezifische Tastorgane sind längere, glatte oder gezähnte Borsten, die überall an der Körperoberfläche vorkommen. Von einer epidermalen Ganglienzelle tritt ein Achsenfaden in das Tasthaar ein und durchzieht dasselbe. In gewissen Fällen können die durch ihre Größe ausgezeichneten und daher als Stachel bezeichneten Tastborsten, die „Taststachel" selbst bipolare Ganglienzellen enthalten (Fig. 15).

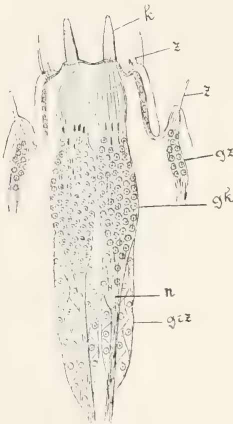


Fig. 14.


Fig. 15.

Fig. 14. **Als Geruchsorgane gedeutete Sinnesorgane am Ende der Antennen von Iulus sabulosus,** auf einem Längsschnitt durch die Antenne. *gk* Ganglien der Sinneskegel, *grz* große Zellen an den Ganglien der Sinneskegel, *gz* Ganglien der Sinneszapfen, *K* Sinneskegel, *n* Nerf, *z* Sinneszapfen. Nach vom Rath.

Fig. 15. **Große Hüftborste mit Sinneszellen** von Lithobius piceus. Nach Duboscq 1898.

C. Sinnesorgane unbekannter Funktion.

Als „Gehörorgan" ist ein bei Pauropus zwischen den Endgeißeln der Antennen sitzendes Sinneskörperchen gedeutet worden, desgleichen das in der Spalte zwischen den getrennt bleibenden Basalteilen der Maxillen sich findende sog. Maxillarorgan von Scutigera.

Ebenfalls unsicher ist die Funktion der bei Diplopoden und Chilopoden sich findenden Tömösvaryschen Organe (Schläfenorgane,

Fig. 16), die zwischen den Augen und der Antennenbasis gelegen sind und vom Gehirn aus innerviert werden. Bei den Glomeriden unter den Diplopoden haben die Organe die Form hufeisenförmiger Gruben, an deren Grund ein Wulst von Sinneszellen sich erhebt, und die durch eine zarte Chitindecke von der Außenwelt abgeschlossen sind bis auf einen schmalen, in der Längsrichtung verlaufenden Spalt, dessen Ränder mit Zähnchen ineinander greifen. Bei andern Formen kann das Organ in die Tiefe verlagert, am inneren Ende einer Röhre sich vorfinden (Lysiopetaliden). Vielleicht dient es dazu, den Feuchtigkeitsgehalt der Luft anzuzeigen (Hennings 1904 und 1906). Bei den Scolopendriden ist das Organ rudimentär und hat seinen Zusammenhang mit der Kopfoberfläche verloren (Heymons 1901).



Fig. 16. **Tömösvarysches Organ eines älteren Embryo von Glomeris.** *1* Zahnverschluß, *2* Sinneswulst, *3* Nervus tömösvaryi. Nach Hennings 1904.

VII. Das Zirkulationssystem.

Das Zirkulationssystem der Myriapoden (Fig. 17) zeigt noch eine relativ reiche Entwickelung und weitgehende Uebereinstimmung mit demjenigen der Anneliden, indem außer dem auch den übrigen Antennaten zukommenden, über dem Darm verlaufenden, kontraktilen Rückengefäß (Rückenherz) ein zweites, über dem Bauchmark verlaufendes, ventrales Längsgefäß (Supraneuralgefäß) ausgebildet ist. Die beiden Längsgefäße stehen vorn durch eine Gefäßschlinge (Aortenbogen) miteinander in Verbindung und geben in ihrem Verlauf in jedem Segment ein Paar Seitenzweige (Lateralarterien) ab.

Das Herz durchzieht als zarter Schlauch den ganzen Körper und besitzt so viele Kammern, als Rumpfsegmente vorhanden sind. Seine Wandung besteht aus einer starken Ringmuskelschicht, der außen eine aus Längsfibrillen zusammengesetzte bindegewebige Adventitia folgt. An den Grenzen zwischen den einzelnen aufeinanderfolgenden Kammern finden sich, intersegmental, seitliche paarige Spaltöffnungen (Ostien), durch welche das Herzlumen mit der umgebenden Leibeshöhle kommuniziert. Die vorderste Herzkammer setzt sich in eine Aorta fort, die sich im Kopf in 3 Aeste teilt. Die hinterste Kammer gabelt sich in 2 kurze Aeste. (Bei Scutigera geht das Herz hinten in eine über dem Darm nach vorn verlaufende Arteria rectalis über.)

Das Herz kann in verschiedener Weise durch Muskelfäden mit den benachbarten Teilen, Darm, Rückenintegument usw. verbunden sein. Besonders konstant treten paarige sogenannte Flügelmuskeln auf, welche sich mit ihrem verjüngten Ende an die laterodorsale Leibeswand ansetzen, während ihr breites Ende unter Vermittelung einer durchlöcherten Membran, der Pericardialmembran, sich an den Herzkammern befestigt. Pericardialmembran und Flügelmuskeln bilden zusammen als sog. Pericardialseptum eine

unvollkommene horizontale Scheidewand über dem Darm. welche einen dorsalen Sinus begrenzt, in dem das Herz liegt. Man kann diesen Sinus als Pericardialsinus bezeichnen. Die Scheidewand ist nach oben gewölbt. Kontrahieren sich die Flügelmuskeln, die einen Bestandteil derselben ausmachen, so wird sie gespannt und flach, das Pericard wird dabei geräumiger und es strömt Blut in dasselbe aus der übrigen Leibeshöhle ein. Ob das Herz selbst bei den Kontraktionen der Flügelmuskeln eine Erweiterung erfährt, ist nicht festgestellt.

Die Systole (Zusammenziehung) der einzelnen Herzkammern schreitet wellenförmig von hinten nach vorne fort. In derselben Richtung strömt daher das durch die Ostien eingetretene, meist farblose, amöboide Blutkörperchen enthaltende Blut im Rückengefäß von hinten nach vorn. Zugleich wird das in den Herzkammern befindliche Blut in die Seitenarterien getrieben. Während der darauffolgenden Diastole (Ausdehnung der Kammern infolge Erschlaffung der während der Systole kontrahierten Herzmuskulatur) dringt neues Blut aus dem Pericardialsinus durch die Ostien ein.

Am Ursprung der Aorta sowohl als der Seitenarterien sind Klappen vorhanden, die ein Rückströmen des Blutes unmöglich machen. (Bei Scutigera [Fig. 17] zeigt die Aorta in ihrem Verlauf eine Erweiterung, von der ein weites, mit 2 Blindsäcken endigendes Gefäß nach hinten verläuft. Die Bildung wird als eine Art Pumpvorrichtung für die Blutversorgung des Kopfes aufgefaßt.)

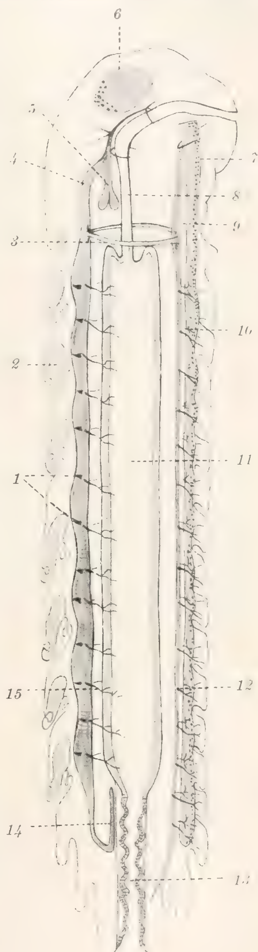


Fig. 17. **Schematischer medianer Längsschnitt von Scutigera,** in welchen das gesamte **Gefäßsystem** eingezeichnet ist. *1* Ostien des Rückengefäßes, *2* Fächertracheen, *3* Aortenbogen, *4* Aorta cephalica, *5* Pumpapparat, *6* Oberschlundganglion, *7* Bauchmark, *8* Oesophagus, *9* Bauchgefäß, *10* Verzweigungen der unpaaren Segmentalarterien des Bauchgefäßes, *11* Chylusdarm, *12* Seitenarterien des Bauchgefäßes, *13* Rectum, *14* Arteria rectalis, *15* Seitenarterien des Herzens. Nach Herbst 1891.

Ein venöses Gefäßsystem ist nicht ausgebildet.

Die Verhältnisse des Zirkulationssystems sind am eingehendsten bei den Chilopoden untersucht (Herbst 1891, Duboscq 1898, Heymons 1901). Das Vorkommen der charakteristischen Bestandteile desselben:

Rückengefäß, Supraneuralgefäß, Aorta und Seitenarterien ist jedoch auch für die Diplopoden (Newport 1843) und Symphylen (Grassi 1886) festgestellt.

Bei Pauropus ist das Blutgefäßsystem gänzlich rückgebildet. Die Zirkulation findet in Lakunen des Körpers statt und wird durch die allgemeinen Körperbewegungen vermittelt.

VIII. Fettkörper, Lymphstränge, Pericardialzellen, Kowalewskysche Körperchen.

In der Leibeshöhle liegt eine Masse großer, mit Fetttröpfchen erfüllter Zellen, die zusammen den sog. Fettkörper bilden. Dieser ist verschieden gestaltet, bedeckt innere Organe, die in ihn eingehüllt erscheinen, bildet eine Schicht unter der Haut usw. Er ist besonders in der Jugend stark entwickelt und stellt einen Reservefonds von Nahrung dar, welcher beim Heranwachsen, bei der Erzeugung und Reifung der Geschlechtsprodukte usw. in Anspruch genommen wird. Der Stoffwechsel im Fettkörper ist ein sehr reger, wie die Tatsache beweist, daß seine Zellen oft zahlreiche Harnsäurekonkremente enthalten. (Wie die Chloragogenzellen der Anneliden so dienen auch die Fettkörperzellen der Arthropoden gleichzeitig als Ablagerungsort für Reservestoffe und als Exkretionsorgan. Fettkörper sowohl als Chloragogenzellen entstehen aus den Wandungen der Ursegmente und dürfen als homologe Bildungen betrachtet werden.)

Gleichen Ursprungs wie die Fettkörperzellen sind wahrscheinlich auch die denselben an bestimmten Stellen eingelagerten sog. Kowalewskyschen Körperchen der Chilopoden, speziell der Scolopendriden. In denselben endigen die feinsten Verzweigungen der Seitengefäße. Sie gelten als Bildungsstätten der Lymphocyten und dienen der Phagocytose. (Scolopendra besitzt vom 4. bis letzten beintragenden Rumpfsegment in jedem Segment 3—6 Paar Kowalewskyscher Körperchen. Bei Cryptops findet sich 1 Paar in jedem Segment, im Zusammenhang mit den ventrolateralen Seitengefäßen. Den Kowalewskyschen Körperchen entsprechen bei den Diplopoden Züge von Zellen, die in der Umgebung des Bauchmarks vorkommen und ebenfalls als Phagocytärorgane funktionieren.

Die paarigen Lymphstränge, welche bei Scolopendra der Länge nach die Vasa Malpighii begleiten, sind Bestandteile des Exkretionsapparates des erwachsenen Tieres. Während der Embryonalentwickelung dient ein entsprechender im Kopfe gelegener, paariger Lymphkörper als provisorisches Exkretionsorgan.

Auch die Pericardialzellen, welche dem Rückengefäße kontinuierlich oder in Gruppen seitlich aufgelagert sind, und in der Jugend von gewöhnlichen Fettkörperzellen sich nicht unterscheiden, können beim Erwachsenen körnige Exkretstoffe enthalten.

IX. Die Respirationsorgane.

Die Atmungsorgane der Antennaten sind luftführende Kanäle (Tracheen), welche einerseits durch paarige, streng segmental angeordnete äußere Oeffnungen (Stigmen) mit der Außenwelt kommunizieren, andererseits durch gewöhnlich sehr zahlreiche und sich in feinste Kapillaren auflösende Verästelungen sich überall im

Körper und seinen Anhängen ausbreiten und zwischen die verschiedenen Organe, ja zwischen die Bestandteile der Organe eindringen. Die Struktur der Tracheen ist überall im wesentlichen die nämliche, mögen wir einen Hauptstamm oder einen feinen Endzweig ins Auge fassen. Innen ist die Trachea (Fig. 18) von einer chitinigen Intima ausgekleidet, welche eine Fortsetzung der äußeren Chitinhaut des Körpers ist und wie diese bei der Häutung abgeworfen wird, Die Intima ist in einer spiralig verlaufenden Linie verdickt. Dieser chitinige Spiralfaden dient hauptsächlich dazu, die Tracheen offen zu halten. Die Intima ist außen umkleidet von einer Zellenlage, an der die Zellgrenzen oft nicht nachweisbar sind. Die Zellenlage stellt das Epithel dar. welches die Intima ausscheidet, und ist eine Fortsetzung der

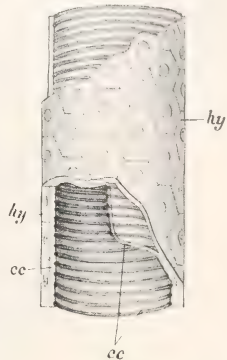


Fig. 18. **Bau einer Trachee,** schematisch. Oben und unten ist ein Stück Epithel von den Tracheen entfernt, unten ist ferner auch ein Stück der chitinigen Intima abgebrochen gedacht. *hy* Tracheenepithel = Tracheenhypodermis = Matrix der chitinigen Intima *cc*, in welcher der spiralig verlaufende Verdickungsstreifen (Spiralfaden) zu sehen ist. Nach LANG.

äußeren Epidermis. Die äußeren Oeffnungen des Tracheensystems, die sogenannten Stigmen zeigen in ihrem speziellen Verhalten eine große Mannigfaltigkeit. Bei den Myriapoden liegen dieselben bald offen zutage, bald mehr versteckt in Hautfalten. Vom Rande des Stigmas ragen oft Borsten über dasselbe vor, eine Art Reusenapparat darstellend, der beim Eintreten der Luft Fremdkörperchen, Staub usw. zurückhält. Unter den Stigmen, am Anfang der Haupttracheenstämme kann in gewissen Fällen eine Art Verschlußapparat sich finden, durch welchen die Trachee mehr oder weniger vollständig abgeschlossen werden kann.

Man ist zu der Annahme berechtigt, daß das Tracheensystem der Antennaten ursprünglich aus ebensovielen Paaren isolierter Tracheenbüschel und Stigmen bestand, als Körpersegmente vorhanden waren, das Aftersegment abgerechnet. Ueberall aber traten, und zwar zunächst am vordersten und am hintersten Leibesende, Reduktionen ein, die bis zur Reduktion der Stigmen auf ein Paar führen konnten, und es erlitt das Tracheensystem Modifikationen, von denen die wichtigste eine Verbindung der verschiedenen ursprünglich voneinander getrennten Tracheenbüschel durch Quer- und Längsanastomosen ist.

Mit Rücksicht auf die zerstreute unregelmäßige Ausmündung der Tracheen bei den Protracheaten ist darauf hinzuweisen, daß die Verhältnisse des Tracheensystems aller Antennaten auf eine streng segmentale Ausmündung der Tracheen bei den Stammformen derselben hinweisen. Nie kommt mehr als ein Tracheenpaar auf ein Segment.

Die ursprünglichsten Verhältnisse finden sich bei den Diplopoden (Fig. 19, 20, 21), wo auf die Mehrzahl der Rumpfsegmente je ein Paar Stigmen und ein Paar Tracheenbüschel kommt. Jedes Doppelsegment hat also 2 Paar Stigmen und 2 Paar Tracheenbüschel. Die

einzelnen Tracheenbüschel stehen nicht durch Anastomosen miteinander in Verbindung. Jedes Stigma führt in eine Tracheentasche, deren Grund röhrenförmig oder in spitze Hörner ausgezogen ist, in welche die zahlreichen aber unverästelten Tracheen einmünden Auch an der Basis der Tracheentaschen (Fig. 19) können Tracheenbündel entspringen. Verästelte Tracheen kommen bei Glomeriden und bei Polyxenus vor. Die Tracheentaschen sind mit starkem Chitin ausgekleidet und dienen dem Ansatz der Beinmuskulatur. (Vielleicht wird bei der Bewegung der Extremitäten die Wand der Tracheentaschen mitbewegt, was für den Luftwechsel von Vorteil sein kann. Eigentliche Atembewegungen sind bei den Myriapoden nicht beobachtet.

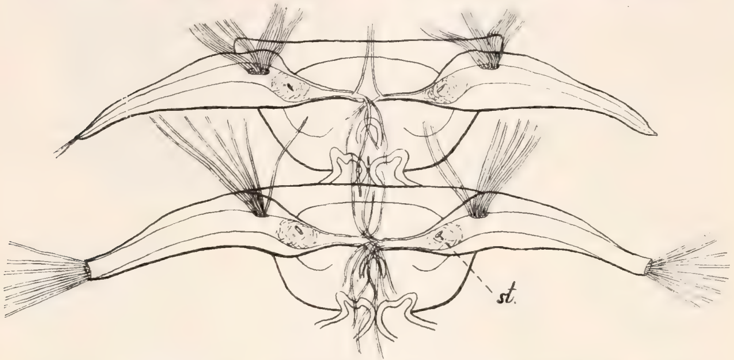


Fig. 19. **Die beiden Ventralplatten eines Doppelsegmentes von Craspedosoma simile, mit den Tracheentaschen und Tracheen** (nach einem Macerationspräparat). *1* Tracheentasche, *2* Tracheenbündel, *3* Stigma. Nach Wernitzsch 1910.

Man muß annehmen, daß bei den verschiedenen Bewegungen des Körpers und seiner Anhänge die Tracheen in verschiedener Weise gepreßt und so die Luft je nachdem in denselben weitergedrängt, beziehungsweise aus den Stigmen ausgetrieben wird. Beim Eintreten neuer Luft von außen spielt das elastische Fadengerüst der Luftröhren eine wichtige Rolle.)

Bei den Diplopoden mit unverästelten Tracheen gelangen in den 3 vordersten Rumpfsegmenten keine Tracheenbüschel zur Ausbildung. Die Tracheentaschen sind jedoch vorhanden, sie dienen dann lediglich dem Muskelansatz. Das Lumen derselben kann teilweise oder ganz verschwinden, so daß ein stabförmiges Gebilde sich vorfindet, dessen Herkunft von einer typischen Tracheentasche sich aber ontogenetisch nachweisen läßt. (Bei Craspedosoma findet sich in dem 7., die zu Kopulationsfüßen umgewandelten Gliedmaßen tragenden Doppelsegment ein hinteres Paar typischer Tracheentaschen mit Tracheen, statt der vorderen Tasche ein Stab ohne Lumen, an welchen die mächtigen Coxalmuskeln angeheftet sind. Ein Entwickelungsstadium von 26 Segmenten jedoch zeigt eine normale vordere Tracheentasche mit abgehenden Tracheen, Wernitzsch 1910). Das 8. Segment, das keine Beine besitzt, entbehrt sowohl der Tracheen als der Tracheentaschen. Bei Iulus (Fig. 20) kommen zweierlei Tracheen vor.

Die vorderen Tracheentaschen eines Doppelsegmentes entsenden je ein Bündel sehr feiner Tracheen, die an Peripatustracheen erinnern, während von dem hinteren Tracheenpaar Tracheen abgehen, die, mit einem weiteren Lumen und einer verhältnismäßig dicken Epidermis ausgestattet, den-



Fig. 20. **Stigmentaschen und Tracheen eines typischen Doppelsegmentes von Iulus mediterraneus,** von vorne gesehen. Nach KRUG 1906.

jenigen der Insekten gleichen. Die aus feinen Tracheen bestehenden Bündel einzelner Segmente (besonders des 4.—6.) vereinigen sich zu gemeinsam verlaufenden Längsbändern, welche die vorderen Segmente und den Kopf versorgen (Fig. 21). Beiderlei Arten von Tracheen sind unverästelt und entbehren der Anastomosen.

Das Tracheensystem der Chilopoden zeigt dadurch, daß die Tracheen sich stark verästeln, und daß die zu einem Stigma gehörenden Tracheengruppen durch Quer- und Längsanastomosen miteinander in Verbindung treten, ein abgeleitetes Verhalten. Nur bei den Geophiliden und Plutonium erhält sich an jedem beintragenden Rumpfsegment, mit Ausnahme des 1. und letzten, ein Stigmenpaar. Bei den Lithobiusarten und den Scolopendriden (exkl. Plutonium) findet sich vom 3. Rumpfsegment an ziemlich regelmäßig an jedem 2. Segment ein Stigmenpaar. Das letzte beintragende Segment ist auch hier stigmenlos. Bei Scuti-

gera und Henicops gehören die Stigmen den Rumpfsegmenten 1. 3. 5. 8. 10. 12 und 14 (bei 15 Rumpfsegmenten) an. Das Tracheensystem von Scutigera (Fig. 22) ist durch mancherlei Eigentümlichkeiten ausgezeichnet. Die Stigmen sind nämlich unpaar und liegen in der dorsalen Mittellinie. Jedes Stigma führt in eine Lufttasche, in welche jederseits gegen 300 dichtgedrängte radiär gestellte Tracheenröhren

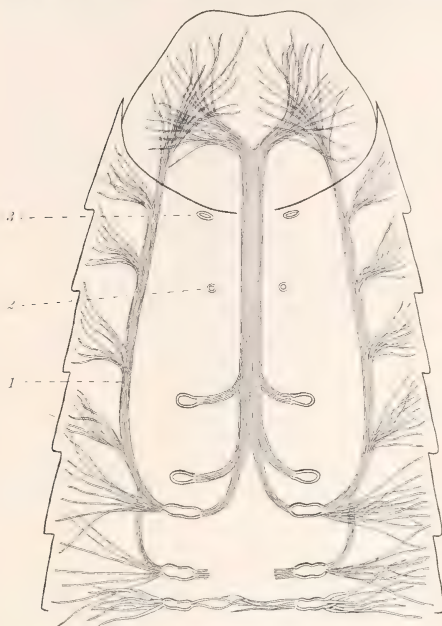


Fig. 21. **Verlauf der Tracheen im vorderen Teil des Körpers von Iulus mediterraneus,** schematisch. *1* Tracheen, *2* und *3* chitinige Gebilde des 1. und 2. Segmentes (Stigmentaschen entsprechend). Nach Krug 1906.

einmünden, die sich sehr regelmäßig je 2—4mal dichotomisch verzweigen, aber keine Anastomosen miteinander eingehen.

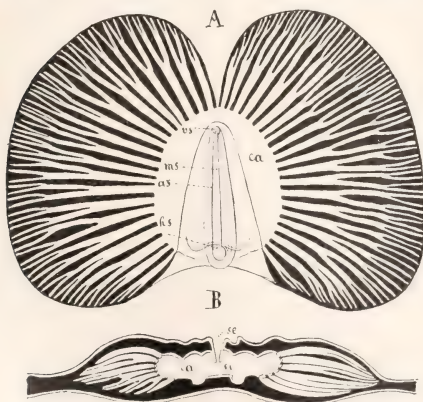


Fig. 22. **Tracheenmasse einer Rückenplatte von Scutigera coleoptrata.** *A* von oben, *B* im Querschnitt (durch die intersegmentale Falte der Rückenplatte). Schematisiert. Die Tracheen, die von beiden Seiten her in die Lufthöhle (*ca*) einmünden, sind weiß ausgespart. *as* und *se* äußere, *ms* und *si* innere Stomaspalte, *hs* hinteres, *vs* vorderes Stomaloch. Nach Haase 1885.

Das Respirationssystem der Symphylen, die sonst in mancher Beziehung als sehr ursprüngliche Myriapodenformen gelten, ist sehr stark reduziert. Es finden sich nur 2 Stigmata, und zwar an der Unterseite des Kopfes unter den Fühlern. Es ist dies in der ganzen Abteilung der Antennaten der einzige Fall, daß sich ein Stigmenpaar am Kopf erhalten hat. Die verästelten Tracheen erstrecken sich weder in die Beine noch in die hintere Körperregion hinein.

Bei den Pauropoden scheint das Tracheensystem ganz rückgebildet zu sein.

X. Geschlechtsorgane.

Alle Antennaten sind getrennt-geschlechtlich. — Nach den Resultaten der vergleichend-anatomischen Erforschung der Geschlechtsorgane dürfte man berechtigt sein, folgendes Schema der ursprünglichen Beschaffenheit des Geschlechtsapparates zu entwerfen. Er besteht aus einem Paar Keimdrüsen oder Gonaden (Ovarien beim Weibchen, Hoden beim Männchen), die sich in paarige Ausführungsgänge oder Gonodukte (Samenleiter und Eileiter) fortsetzen, welche getrennt nach außen münden. Geschlechtsdrüsen sowohl als Ausführungsgänge gehen aus paarigen mesodermalen Anlagen hervor. Mit dem Ende der Ausführungsgänge setzt sich häufig eine ektodermale Hauteinstülpung in Verbindung.

Die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane sind wie bei den Protracheaten als modifizierte Cölomodukte zu betrachten.

Durchweg paarige Geschlechtsorgane (unserem Schema entsprechend) finden sich bei den Myriapoden nicht verwirklicht. Vielmehr sind die beiden Keimdrüsen meist zu einer unpaaren Keimdrüse verschmolzen. Die Leitungswege dagegen können sich verschieden verhalten. Sie bleiben bei den Diplopoden getrennt, entweder in ihrer ganzen Länge oder doch in ihrem Endabschnitt, und münden immer durch getrennte Oeffnungen nach außen (Fig. 23). Bei den Chilopoden können die Ausführungsgänge im ganzen Verlauf unpaar sein (Geophilus), oder ein paariges, den Enddarm umfassendes Stück eingeschaltet zeigen (Lithobius Fig. 24 A und B). Bei Scolopendra ist der Ausführungsgang scheinbar unpaar, doch werden ontogenetisch paarige Gänge angelegt. Auch münden in den Endabschnitt des unpaaren Ausführungsganges paarige accessorische Organe (Drüsen, Receptacula seminis) ein.

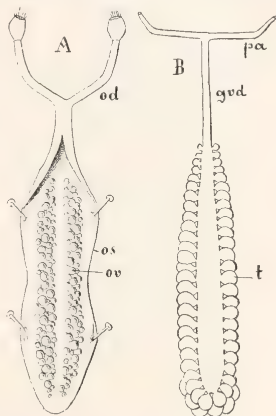


Fig. 23. **A weibliche, B männliche Geschlechtsorgane von Glomeris marginata.** *gvd* gemeinsames Vas deferens, *od* Ovidukt, *os* geöffneter Ovarialsack, in welchem man die beiden Ovarien (*ov*) erblickt, *pa* paariger Ausführung, *t* Hoden. Nach FABRE 1855.

Gegenüber früheren, zum Teil unsicheren und einander widersprechenden Angaben über den Geschlechtsapparat der Pauropoden

scheinen nach neueren Untersuchungen (Silvestri 1902) bei Allopauropus brevisetus im weiblichen Geschlecht sämtliche Teile des Genitalapparates (Ovarium, Ovidukt, Receptaculum seminis, Vagina) unpaarer Natur zu sein (Fig. 25 B), während beim Männchen jederseits 2 Paar Hoden vorhanden sind, von denen 2 paarige Vasa deferentia abgeben, die sich nach Einschaltung von Samenblasen zu einem gemeinsamen unpaaren Vas deferens vereinigen. Der darauffolgende Abschnitt (Ductus ejaculatorius und Penis) ist wiederum paariger Natur (Fig. 25 A).

Was die Lage der äußeren Geschlechtsöffnung anbetrifft, so ist dieselbe wechselnd. Bei den Chilopoden liegt die unpaare Geschlechtsöffnung am vorletzten Körpersegment, dem Genitalsegment, dessen Gliedmaßen zu Genitalanhängen umgewandelt sein

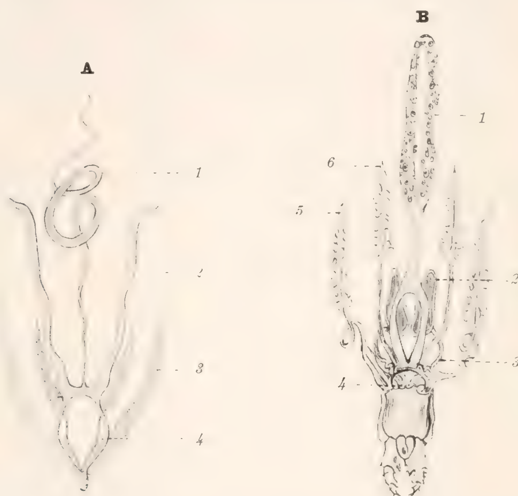


Fig. 24. **A männliche, B weibliche Geschlechtsorgane von Lithobius forficatus.** A: *1* Hoden, *2* Vesicula seminalis, *3* accessorische Drüsen, *4* paariger Ausführungsgang. B: *1* Ovarien, *2* Receptaculum seminis, *3* Ausführungsgang, *4* Mündung desselben, *5* und *6* hinteres und vorderes Drüsenpaar. A nach Fabre 1855, B nach Schaufler 1889.

können. Bei den Diplopoden und Pauropoden liegen die beiden Geschlechtsöffnungen hinter dem 2. Beinpaar, an der Grenze zwischen dem 2. und 3. Rumpfsegment. Bei den Symphylen (Scolopendrella) liegt die (wohl sekundär) unpaare Geschlechtsöffnung am 4. Rumpfsegment, zwischen dem 3. und 4. Beinpaar.

Mit dem ausleitenden Abschnitt des männlichen und weiblichen Geschlechtsapparates stehen meist accessorische Organe in Verbindung. Im männlichen Geschlecht finden sich oft entweder als Ausstülpungen der paarigen Samenleiter oder des Ductus ejaculatorius

paarige Samenblasen (Vesiculae seminales), die als Samenreservoir dienen. Accessorische Drüsen münden entweder in den Ductus oder schon in die Samenleiter und mischen dem Sperma ein Sekret bei. Solche Drüsen liefern hie und da ein erstarrendes Sekret, welches kleine Mengen von Sperma in Form von Kapseln (Spermatophoren) umgibt. Der Endabschnitt des männlichen Geschlechtsapparates ist oft als Penis vorstülpbar.

Im weiblichen Geschlecht münden in den Endabschnitt der Leitungswege Schleimdrüsen oder Kittdrüsen. Besondere Ausstülpungen derselben dienen als Receptacula seminis zur Auf-



Fig. 25. **Geschlechtsapparat von Allopauropus brevisetus.** A Männchen. *1* Hode, *2*, *4* und *5* Vas deferens, *6* Ductus ejaculatorius, *7* Penis. B Weibchen. *1* Ovarium, *2* Receptaculum seminis, *3* Ovidukt. Nach SILVESTRI 1902.

nahme und Aufbewahrung des Samens. Bei den Diplopoden münden die Ovidukte in zwei drüsenreiche Kopulationsorgane, die sog. Vulven, die bei der Begattung und Eiablage weit vorgestülpt werden können. Sie nehmen die Kopulationsfüße des Männchens auf. Letztere werden vor der Begattung durch Annäherung an das Geschlechtssegment mit Sperma versorgt. In der Vulva befindet sich häufig ein geschlängelter Gang, der das Sperma aufnimmt und als Receptaculum seminis anzusehen ist.

XI. Ontogenie.

Ueber die Entwicklungsgeschichte der Diplopoden liegen keine größeren Untersuchungen neueren Datums vor[1]). Diejenige der Chilopoden, speziell der Scolopendriden, ist durch Heymons' umfassende Untersuchungen (1901) in eingehender Weise bekannt geworden. Letztere soll daher in den Hauptpunkten geschildert werden. Einige wenige vorliegende Angaben über die Entwicklung von Scolopendrella beziehen sich auf die äußere Form postembryonaler Stadien. Die frühe Entwicklungsgeschichte der Symphylen und Pauropoden ist unbekannt.

A. Die Embryonalentwickelung von Scolopendra.

Die Furchung des relativ großen, centrolecithalen Eies kommt dadurch zustande, daß Abkömmlinge der im Zentrum des Eies gelegenen, auf den primären Furchungskern zu beziehenden Furchungszellen zur Peripherie wandern, unter weiterer, lebhafter Vermehrung an der Oberfläche des Eies sich ausbreiten und schließlich eine zusammenhängende Zellschicht bilden, das Blastoderm. Zwar treten noch vor Vollendung der Blastodermbildung an der Peripherie des Eies eine Anzahl nach innen konvergierender Furchen auf, durch welche der Dotter in pyramidenförmige Segmente, sogen. Dotterpyramiden, zerlegt erscheint. Als eigentlich totale Furchung kann jedoch diese Zerklüftung des Dotters nicht betrachtet werden, da stets im Zentrum ungefurchte Dottermasse mit darin enthaltenen Furchungszellen erhalten bleibt. (Von Heymons selbst werden die an Eiern von Scolopendra dalmatica und Scol. cingulata ermittelten Vorgänge als ein „Mitteldling zwischen einer totalen Furchung und einer sog. superficiellen Furchung“ aufgefaßt.)

Die Bildung der Keimblätter nimmt ihren Ausgang von einer bestimmten Stelle des Blastoderms, die infolge intensiver Vermehrung der Blastodermzellen mehrschichtig wird und als „Keimfleck“ hervortritt. Der Keimfleck bezeichnet den vegetativen hinteren Pol des Eies. Vornehmlich von dieser Stelle aus, aber auch von zahlreichen anderen Punkten des Blastoderms lösen sich Zellen los und wandern in proximaler Richtung, um sich dem Dotter anzulegen, beziehungsweise in denselben einzudringen. Die zuerst losgelösten und daher am weitesten ins Innere gelangenden dieser Zellen werden zu Dotterzellen, die später einwandernden zu Entodermzellen. Beide sind zunächst nicht voneinander zu unterscheiden. Die zuletzt sich abspaltenden Elemente, die sich anfangs von den Entodermzellen ebenfalls nicht unterscheiden, bei deren Anordnung in einer regelmäßigen Schicht aber distal zurückbleiben, werden zu Mesenchymzellen. Die an der Oberfläche verbleibenden Blastodermzellen repräsentieren das Ektoderm.

Durch Proliferation der Zellen in der Richtung von hinten nach vorn kommt an Stelle des mehr und mehr undeutlich werdenden Keimfleckes ein länglicher Embryonalstreifen zur Ausbildung. In demselben entsteht durch Abspaltung vom Ektoderm das Mesoderm, und zwar in Form von 2 parallelen Streifen, die von einem gemeinsamen Punkte am Hinterende der Embryonalanlage ausgehend nach vorn allmählich sich ausdehnen und zugleich verbreitern.

1) Die in russischer Sprache erschienene Arbeit von Lignau (1911 a) konnte nicht mehr berücksichtigt werden.

Als weitere, äußerlich am Keimstreifen zu beobachtende Entwicklungsvorgänge sind in erster Linie zu erwähnen: das Auftreten der Segmentierung, die Anlage des Nervensystems und der Extremitäten.

Das verbreiterte Ende des zungenförmigen Keimstreifens bezeichnet das spätere Vorderende des Embryos. Der außerembryonale Bereich der Eioberfläche ist nur von einer dünnen Ektodermschicht bekleidet und entspricht der Hauptsache nach der späteren Dorsalregion. Die ersten Anzeichen einer Gliederung treten in der Nähe des Hinterendes auf. Ungefähr um dieselbe Zeit erscheint am Vorderende der Embryonalanlage als grubenförmige Einsenkung des Ektoderms das Stomodäum, die Anlage der künftigen Mundöffnung. Das Proktodäum am Hinterende tritt bedeutend später auf, nachdem die Mehrzahl der Rumpfsegmente gebildet ist.

Die anfangs flachen, durch fortgesetzte Wucherung des Mesoderms bald in Form von Wülsten hervortretenden, durch Intersegmentalfurchen voneinander getrennten Segmentanlagen stoßen in der Mediane nicht zusammen, sondern bleiben durch einen mesodermfreien Streifen (Membrana ventralis) voneinander getrennt (Fig. 26). An den einzelnen Segmenten treten als knospenförmige Ausstülpungen des Ektoderms und des darunter liegenden Mesoderms die Anlagen der Extremitäten auf. Median davon, jederseits an den Ventralstreifen grenzend, wird im Ektoderm die erste Anlage des Nervensystems in Form zweier Ganglienleisten sichtbar. Die Ausbildung der Extremitäten erfolgt der Hauptsache nach in der Richtung von vorn nach hinten.

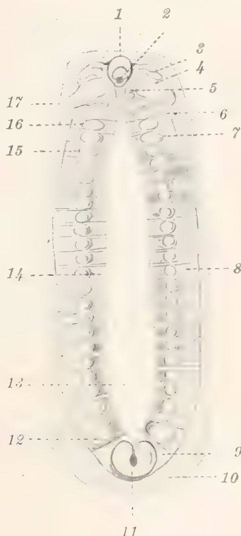


Fig. 26. **Ausgewachsener Keimstreifen von Scolopendra cingulata während des Auseinanderweichens der lateralen Körperhälften.** *1* Clypeus, *2* Mundöffnung, *3* Präantenne, *4* Antenne, *5* Intercalarsegment, *6* vordere Maxille, *7* Kieferfuß, *8* paarige laterale Tergitanlage, *9* Zwischenstück (Proliferationszone), *10* Blastoderm, *11* Telson, *12* 21. Extremität, *13* Membrana ventralis, *14* paarige laterale Sternitanlage, *15* erstes Gangbein, *16* hintere Maxille, *17* Mandibel. Nach HEYMONS 1901.

Die Antennen werden postoral gebildet und gelangen erst durch sekundäre Verschiebungsprozesse in die definitive Lage vor dem Mund. Auf der Abbildung Fig. 26 hat diese Lageverschiebung bereits begonnen. Von den Mundgliedmaßen treten die Mandibeln zuletzt auf. Das Kieferfußpaar eilt, seiner Bedeutung entsprechend, in der Entwicklung voraus.

Die embryonale Segmentierung unterscheidet sich von derjenigen des erwachsenen Scolopenders in folgenden 3 Punkten: 1) vor den Antennen befindet sich ein weiteres, ursprünglich postorales Segment, dessen vorübergehend auftretende Gliedmaßenanlagen von HEYMONS als Präantennen bezeichnet werden. In frühen Stadien sodann läßt sich

2) ein zwischen Antennen- und Mandibelsegment eingeschobenes Segment beobachten, das den Namen Intercalarsegment erhalten hat. Es ist rudimentär und entbehrt völlig der Extremitätenanlagen. Endlich erscheint 3) das Segment der Endbeine vom Aftersegment getrennt durch ein „Zwischenstück", das in späteren Embryonalstadien in 2 Segmente aufgeteilt wird, die ihrer späteren Bedeutung nach als Prägenital- und Genitalsegment bezeichnet werden müssen. (Beim Erwachsenen sind dieselben an der Oberfläche des Körpers nicht mehr wahrzunehmen. Sie werden während der Entwicklung fernrohrartig in das Segment der Endbeine eingeschoben.)

Nach vollendeter Segmentierung erfolgt eine charakteristische Krümmung des Keimstreifens. Zunächst weichen dessen Seitenhälften derart auseinander, daß die zwischen denselben befindliche Ventralmembran, besonders in ihrem mittleren Bezirk, stark in die Breite gedehnt, die ganze Anlage verkürzt und Kopf und Hinterende mehr und mehr einander genähert werden. Im Zusammenhang damit tritt an der Membrana ventralis eine Querfurche auf, die tief in den Dotter einschneidet. Wenn schließlich Kopf und Hinterende einander berühren, liegt der Keimstreifen mit im mittleren Rumpfteil weit getrennten Seitenhälften, taschenmesserartig eingeknickt der Oberfläche des Dotters auf (Fig. 27). Während dieser Vorgänge erfolgt die Ausbildung der Körpergestalt. Indem im Bereich der Ventralmembran die Bauchplatten (Sternite), in demjenigen der Dorsalmembran die Rückenplatten (Tergite) zur Ausbildung gelangen, wird der Dotter allmählich völlig ins Innere des Embryonalkörpers aufgenommen. An dem letzteren ist nunmehr eine deutliche Cuticula wahrzunehmen. Inmitten der Tergitanlagen, der Extremitätenbasis sehr genähert, bilden sich in Form ektodermaler Einstülpungen die Stigmen aus. Die stigmenführenden, dauernd nur mit zarter Cuticula versehenen Verbindungsstücke zwischen Rücken- und Bauchplatten werden als Pleuren bezeichnet. Eine höckerförmige Chitinverdickung an den hinteren Maxillen dient als „Eizahn" zum Sprengen der Eischale.

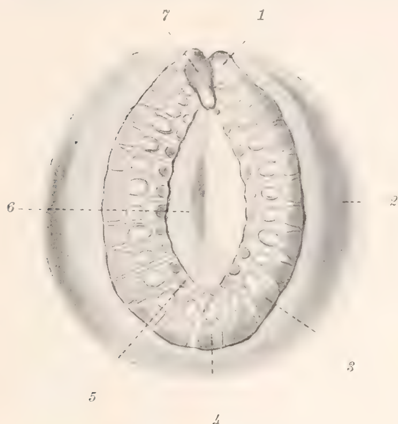


Fig. 27. Von der lateralen Seite betrachtetes **Ei von Scolopendra cingulata.** Die Einkrümmung in den Dotter hat sich soeben vollzogen. *1* Telson, *2* Membrana dorsalis, *3* und *4* Tergitanlagen des 12. und 10. Rumpfsegmentes, *5* Sternitanlage des 8. Rumpfsegmentes, *6* Membrana ventralis, *7* Antenne. Nach Heymons 1901.

Embryonalhüllen, wie bei den Insekten, werden bei Scolopendra und überhaupt bei den Myriapoden, nicht gebildet. Immerhin wird auch beim Scolopender nicht das gesammte Blastoderm zum Aufbau des Embryos

verwendet, sondern ein Teil der embryonalen Ektodermzellen zieht sich zur Zeit der Einkrümmung des Keimstreifens zu dem sog. „Dorsalorgan“ zusammen, einem halbmondförmigen, vor der Kopfanlage gelegenen Gebilde unbekannter Funktion. Die das Dorsalorgan zusammensetzenden Zellen fallen der Degeneration anheim, ohne an der Körperbildung direkten Anteil zu nehmen. In Anbetracht seiner Lage in der künftigen Nackenregion erinnert das Dorsalorgan an die bei Paraperipatus an entsprechender Stelle sich ausbildende, dort aber die Ernährung des Embryos vermittelnde Nackenblase. Seine Ausbildung bei Scolopendra darf vielleicht als Hinweis betrachtet werden auf Vorgänge, wie sie bei den Insekten zu beobachten sind, wo ein Teil der embryonalen Ektodermzellen zur Bildung der ebenfalls am Aufbau des Embryos sich nicht beteiligenden Keimhüllen (Amnion und Serosa) Verwendung findet.

Ueber die Entwickelung der inneren Organisation sei nur folgendes bemerkt: Die segmental angeordneten Mesodermverdickungen werden zu hohlen Mesodermblasen dadurch, daß die Zellen, aus denen sie bestehen, sich epithelial anordnen, worauf die so gebildeten, zunächst noch aneinander gepreßten Epithellamellen auseinanderweichen und einen Hohlraum zwischen sich entstehen lassen, das Cölom. Nach dem Auftreten der Extremitätenanlagen lassen sich an jedem Cölomsäckchen oder Ursegmente 3 Abschnitte unterscheiden, ein in die Extremität eindringender, der späteren Lage derselben nach lateraler Abschnitt, und zu beiden Seiten desselben ein ventraler, beziehungsweise dorsaler Teil des Cölomsäckchens. Bei weiterem Vordringen der einzelnen aufeinander folgenden Ursegmente nach der Dorsalseite einerseits, nach der Ventralseite andererseits, wird in diesen Abschnitten das Cölom auf ein enges, spaltförmiges Lumen beschränkt (Fig. 28). Jedes Ursegment wird ferner begrenzt von 2 Wandungen, der gegen das Ektoderm gerichteten Somatopleura und der dem Entoderm benachbarten Splanchnopleura. Aus der somatischen Wand gehen im dorsalen Teil der Ursegmente die dorsalen Längsmuskeln hervor. Ganz entsprechend entstehen die ventralen Längsmuskeln aus der Somatopleura des ventralen Abschnittes. An der dorsalen Umbiegungsstelle des somatischen in das viscerale (splanchnische) Blatt differenzieren sich die Zellen zu gefäßbildenden Elementen, im Rumpf zu Cardioblasten, im Kopf zu Vasoblasten. Die halbmondförmigen Cardioblasten der gegenüberliegenden Seiten bilden durch ihre Vereinigung ein Rohr, das Rückengefäß oder Herz (Fig. 29). Das Lumen des Herzens hat also nichts mit dem Cölom zu tun, sondern stellt einen Bestandteil der primären Leibeshöhle dar. Ganz entsprechend wird weiter vorn von den Vasoblasten die Aorta gebildet. Aus den gefäßbildenden Zellen geht die Muskulatur von Herz



Fig. 28. Schematischer **Transversalschnitt durch den Embryo von Scolopendra.** *1* dorsaler, *2* lateraler, *3* ventraler Ursegmentabschnitt, *4* und *5* Mesoderm. Nach HEYMONS 1901.

und Aorta hervor. Die Seitenarterien entstehen in den Spalträumen zwischen je 2 aufeinanderfolgenden Cölomsäckchen. Ihre Wandung wird von den Blättern der die einzelnen Ursegmente trennenden Dissepimente dargestellt. Ganz dieselben Verhältnisse gelten für das Bauchgefäß und die von ihm abgehenden Seitengefäße. — Nach Ablösung der Cardioblasten rücken im 5.—21. Rumpfsegment die dorsalen Enden der Ursegmente beider Seiten einander entgegen und legen sich unter

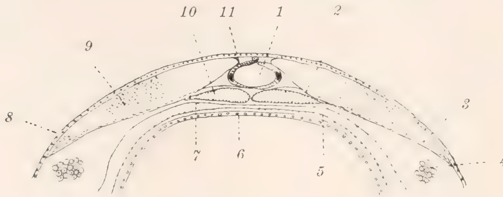


Fig. 29. Schematischer **Querschnitt zur Darstellung der verschiedenen, in der Umgebung des Herzens befindlichen mesodermalen Gewebe und Membranen beim Embryo von Scolopendra.** *1* Herz, aus zwei in der dorsalen und ventralen Mediane sich berührenden Muskelzellen bestehend. Dorsal vom Herzen der nicht bezeichnete Dorsalnerv; *2* Pericardialmembran, *3* Flügelmuskeln, *4* Fettkörperzellen, *5* Muscularis des Darmkanals, *6* Epithelschicht des Intestinums, *7* Tunica peritonealis, *8* Hypodermis, *9* dorsale Längsmuskeln, *10* Genitanlage mit dem Rest des Cöloms, *11* dorsales Aufhängeband des Herzens. Nach Heymons 1901.

dem Herzen aneinander. Sie bilden in ihrer Gesamtheit 2 aneinander stoßende, gekammerte Röhren und stellen die erste Anlage der Gonaden (Keimdrüsen) dar. Die Hohlräume der Kammern sind Cölom. Aus den Wandungszellen der Kammern, also aus Cölothelzellen, differenzieren sich die Geschlechtszellen. Da besonders die medialen Wände sowie die Dissepimente zwischen den einzelnen Kammern diesem Prozeß unterworfen sind, so fallen diese Wandungen allmählich der völligen Auflösung anheim und es entsteht schließlich eine einzige unpaare Gonadenröhre, deren Hohlraum (Cölom) allerdings zeitweise fast völlig durch die einwuchernden Geschlechtszellen verdrängt sein kann. — Abgesehen von diesem am weitesten dorsal gelegenen Teil der Cölomsäckchen einer Anzahl von Rumpfsegmenten, ist im ganzen übrigen Bereich derselben das Cölom im Verschwinden begriffen. Die Cölothelzellen, die es begrenzten, werden verwendet zum Aufbau der mesodermalen Organe, Muskulatur, Fettkörper, Pericardialmembran usw. Die definitive Leibeshöhle ist, wie schon bei Peripatus, ein gemischter Körperhohlraum, ein Mixocöl, an dessen Bildung primäre und sekundäre Leibeshöhle Anteil haben. — Ontogenetisch nachweisbar gehen bei Scolopendra außer den Gonaden auch deren Ausführungsgänge (Gonodukte) aus Resten des Cöloms hervor, und zwar aus den Cölomsäckchen des 22. und 23. Rumpfsegmentes. Dieselben wachsen über dem Enddarm einander entgegen und legen sich aneinander, unter Bildung eines dorsalen Mesenteriums, das aber im weiteren Verlaufe der Entwicklung, ebenso wie die zwischen den 2 aufeinander folgenden Säckchen befindlichen Dissepimente der Auflösung anheimfällt. Durch Zusammenfließen der 4 Cölomsäcke entsteht ein einheitlicher Hohlraum (Genitalsinus). Unterdessen ist in der vom 5.—21. Rumpfsegment

sich erstreckenden Gonadenanlage die Kammerung ebenfalls verloren gegangen. Mit der Auflösung des Dissepimentes zwischen der letzten Genitalkammer (21. Segment) und dem Genitalsinus ist die freie Kommunikation zwischen der Keimdrüse und deren Ausführungsgängen hergestellt. Der Genitalsinus verengt sich nunmehr zu zwei engen den Darm umfassenden Kanälen. Indem aber weiterhin das distale Ende der Gonade von der Dorsalseite des Darmes rechts herab zur Ventralseite sich senkt, bleibt nur der rechts gelegene Ausführungsgang in der direkten Verlängerung der Keimdrüse. Er wird zum definitiven, unpaaren Ausführungsgang. Derjenige der linken Seite wird dabei zu einem dünnen, über dem Darm verlaufenden Querkanal ausgezogen, der aber noch beim erwachsenen Tier nachweisbar ist und beim Männchen als Vesicula seminalis dient. Der definitive Ausführungsgang öffnet sich in eine ihm entgegenwachsende, ektodermale, taschenförmige Einstülpung, die als Atrium genitale bezeichnet wird. —

Von den verschiedenen Organen, die dem Ektoderm ihre Entstehung verdanken, sollen Gehirn und Bauchmark noch kurz besprochen werden. Das Bauchmark geht aus den schon erwähnten Ganglienleisten hervor, ist also seiner Anlage nach durchaus paariger Natur. Die zu Ganglienzellen sich differenzierenden Ektodermzellen wandern in die Tiefe und bilden jederseits einen Neuralstrang. Die Neuralstränge beider Seiten vereinigen sich zu dem medianen, unpaaren Bauchmark. Da in den segmental gelegenen Abschnitten der Ganglienleisten die Ganglienzellen sich stark vermehren, entstehen metamere Anschwellungen (Ganglien); die intersegmental gelegenen Strecken werden zu den die aufeinanderfolgenden Ganglien verbindenden Konnektiven (Längskommissuren).

(Bei der Entstehung der Ganglien kommt es infolge starker Zelleinwanderung an lokalisierten Stellen zur Bildung grubenförmiger Einsenkungen. Eine morphologische Bedeutung kommt diesen „Gangliengruben“ wohl ebensowenig zu wie ähnlichen Bildungen, die bei Peripatus als „Ventralorgane“ beschrieben und als Sinnesorgane gedeutet worden sind.)

Die 3 vordersten Ganglienpaare verschmelzen zum Unterschlundganglion. Es sind die Ganglien der Mandibeln und der 2 Maxillenpaare, Auf das Unterschlundganglion folgen die 21 Ganglien der 21 beintragenden Rumpfsegmente und sodann 2 kleine Genitalganglien, die jedoch früh zu dem ebenfalls kleinen, hinter dem Ganglion der Endbeine folgenden Terminalganglion verschmelzen. Das Endsegment entbehrt der Ganglienanlagen. Die Ganglien des Kieferfußpaares gewinnen Anschluß an das Unterschlundganglion.

Im Gehirn vereinigen sich mit einer unpaaren medianen Anlage, an welche auf frühen Stadien schon die paarigen Scheitellappen sich seitlich anschließen, die Ganglien dreier postoraler Segmente, des Präantennen-, Antennen- und Intercalarsegmentes. Diese 3 ursprünglich postoralen Gehirnabschnitte von Scolopendra werden von Heymons als Proto-, Deutero- und Tritocerebrum bezeichnet und der davorliegende präorale Bestandteil als Syncerebrum von diesen unterschieden. Syncerebrum und Protocerebrum bilden zusammen das „Procerebrum“ oder Vorderhin von Scolopendra. Bei den übrigen Myriapoden und bei den Insekten konnte ein Präantennensegment nicht nachgewiesen werden. Das bei diesen Antennaten vor dem Deuterocerebrum liegende Vorderhirn entspricht also dem Syncerebrum von Scolopendra.

Dieser vorderste, ursprünglich präorale Teil des Arthropodengehirns kann mit dem im Prostomium sich anlegenden Oberschlundganglion der Anneliden verglichen werden. Alle übrigen, ursprünglich postoralen Abschnitte dagegen sind auf eine Anzahl von den übrigen Bauchganglien homologen Ganglienpaaren von Körpersegmenten zu beziehen.

B. Die nachembryonale Entwickelung der Myriapoden.

Wenn die jungen Myriapoden aus dem Ei schlüpfen, so sind sie entweder mit der definitiven Zahl von Segmenten und Beinen ausgestattet, wie dies bei den Scolopendriden und Geophiliden (Chilopoda epimorpha) der Fall ist, oder sie besitzen eine geringere Anzahl von Rumpfbeinpaaren, zu welchen hinten unter zahlreichen Häutungen der Tiere die noch fehlenden allmählich hinzukommen. Die Jungen der Scutigeriden und Lithobiiden (Chilopoda anamorpha) haben 7 Beinpaare. Die Zahl vermehrt sich dann bis auf 15. Die jungen Diplopoden (Fig. 30) haben nur 3 Paare von Füßen an 3 vorderen Rumpfsegmenten und einige hintere, noch gliedmaßenlose Segmente. Sie erinnern deshalb in ihrem Habitus an Insektenlarven. Allmählich treten hinten neue Segmente auf, die Zahl der Beinpaare vermehrt sich. Nach jeder Häutung ist die Zahl der Ringe eine größere, gewöhnlich erfolgt die Zunahme sprungweise, so daß z. B. bei Polydesmiden Stadien mit 7, 9, 12, 15, 17, 18, 19 und schließlich 20 Ringen aufeinanderfolgen. — Aus dem Vorstehenden ergibt sich: erstens, daß bei vielen Myriapoden eine Art Metamorphose vorkommt, — Entwickelung mit „Umwandlung", und zwar sowohl mit Neubildung von Segmenten in der nachembryonalen Periode (Anamorphose) als auch ohne nachembryonale Segmentzunahme (Epimorphose), — und zweitens, daß sich der Körper, was bei den Insekten nicht mehr zu erkennen ist, von vorn nach hinten differerenziert. — Bei den Diplopoden ist, wie bei den Anneliden, am Hinterende ein Wachstumsgebiet vorhanden, eine Knospungszone, in der embryonale Verhältnisse dauernd vorhanden sind und von der aus nach jeder Häutung neue Segmente gebildet werden. Noch bei geschlechtsreifen Tieren mit konstanter Segmentzahl konnten in dieser im Ventralteile des letzten Ringes liegenden Knospungszone Anlagen von weiteren 4 Beinpaaren nachgewiesen werden.

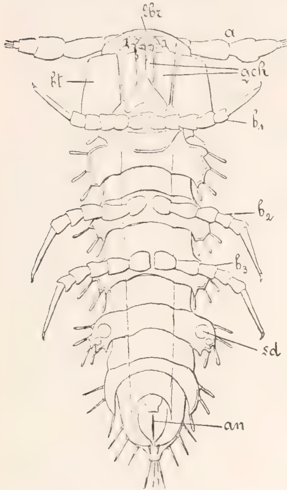


Fig. 30. **Larve von Polydesmus complanatus**, nach dem Ausschlüpfen. *a* Antenne, *an* Anus, b_1, b_2, b_3 die 3 Beinpaare der Larve, *bt* Backenteile, *gch* Gnathochilarium, *lbr* Oberlippe, *sd* Saftdrüse. Nach vom Rath 1886.

Scolopendrella (Symphyla) besitzt beim Verlassen des Eies 7, Pauropus 3 Extremitätenpaare.

XII. Phylogenie.

Es wurde schon eingangs erwähnt, daß die beiden Hauptgruppen der „Myriapoden“, die Diplopoden einerseits und die Chilopoden andererseits, keine nähere Verwandtschaft zueinander zeigen. Die äußere Aehnlichkeit zwischen beiden, wie sie in der reichen Gliederung des Körpers und dem Besitz zahlreicher Beinpaare zum Ausdruck kommt, berechtigt nicht zur Annahme einer gemeinsamen Stammform. Dagegen dürften die Chilopoden mit den Hexapoden aus gemeinsamer Wurzel stammen. In die Nähe dieser Stammform der Opisthogoneata (Chilopoda und Hexapoda) sind häufig die Symphylen gestellt worden. Sie verraten allerdings einzelne ursprüngliche Züge. Daneben sind aber auch sie schon einseitig entwickelt und viele ihrer Organe, vor allem das Tracheensystem, zeigen durchaus kein ursprüngliches Verhalten. Nach der Lage der Geschlechtsöffnung schließen sie sich den Progoneaten an.

Uebersicht der wichtigsten Literatur.

A. Schriften allgemeinen Inhalts. Untersuchungen, die sich über alle oder mehrere Abteilungen erstrecken.

1837. **Gervais, P.**, *Études pour servir à l'histoire naturelle des Myriapodes. Ann. Sc. nat., (2), T. 7.*

1842. **Stein, F.**, *Ueber die Geschlechtsverhältnisse der Myriapoden und einiger anderer wirbelloser Tiere. Müllers Archiv.*

1844. **Gervais, P.**, *Études sur les Myriapodes. Ann. Sc. nat., (3), T. 2.*

1851. **Menge, A.**, *Myriapoden der Umgegend von Danzig. Neueste Schrift. nat. Ges. Danzig, Bd. 4,*

1880. **Grenacher H.**, *Ueber die Augen einiger Myriapoden. Arch. mikr. Anat., Bd. 18.*

1880—84. **Latzel, R.**, *Die Myriapoden der österreichisch-ungarischen Monarchie. Wien. (Ausführliches Verzeichnis der älteren Literatur).*

1884. **Scudder, S.**, *Remarks on Scolopendrella and Polyxenus. Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 22.*

1885. **Carrière, J.**, *Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig.*

1885. **Haase, E.**, *Das Respirationssystem der Symphylen und Chilopoden. Schneiders Zool. Beitr., Bd. 1.*

1885. **Packard, A.**, *On the morphology of the Myriapoda. Proc. Amer. phil. Soc., Vol. 21.*

1885—87. **Oudemans, A.**, *Die gegenseitige Verwandtschaft, Abstammung und Klassifikation der sog. Arthropoden. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2), Deel 1.*

1887. **Eisig, H.**, *Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. 16. (Enthält Betrachtungen über die Morphologie der Coxaldrüsen, Spinndrüsen, Speicheldrüsen, Nephridien der Myriapoden, Hexapoden, Protracheaten.)*

1887. **Saint-Remy, G.**, *Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Arch. Zool. expér., (2), T. 5, Suppl.*

1889. **Haase, E.**, *Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden. Morph. Jahrb., Bd. 15.*

1892. **Willem, V.**, *Les ocelles de Lithobius et de Polyxenus. Bull. Soc. Malacol. Belgique, T. 27.*

1893. **Pocock, R.**, *On the classification of the Tracheate Arthropoda. Zool. Anz., Bd. 16.*

1895. **Attems C.**, *Myriapoden Steiermarks. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Wien, Bd. 104.*

1895. **Kenyon, F.**, *The morphology and classification of the Pauropoda with notes on the morphology of the Diplopoda. Tufts Coll. Stud. Mass., No. 4.*

1895. **Kowalewsky, A.**, *Glandes lymphatiques de quelques Myriapodes. Arch. Zool. expér., (3), T. 3.*

1895. **Schmidt, P.**, *Beiträge zur Kenntnis der niederen Myriapoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 59.*

1895. **Sinclair, F.**, *Myriapoda. The Cambridge nat. Hist., Vol. 5.*

1896. **vom Rath, O.**, *Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 61.*

1897. **Goodrich, G.**, *On the relation of the Arthropod head to the Annelid prostomium. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 40.*
1897. **Heymons, R.**, *Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriapoden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Berlin.*
1899. **Haase, E.**, *Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden. Morph. Jahrb., Bd. 15.*
1901. **Hesse, R.**, *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 70.*
1902. — *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VIII. Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ibid., Bd. 72.*
1902. **Rossi, G.**, *Sulla organizzazione dei Miriapodi. Ric. Labor. Anat. Roma, Vol. 9.*
1902. **Silvestri, F.**, *Note preliminari sulla morfologia dei Diplopodi e Chilipodi. Ric. Labor. Anat., Roma, Vol. 9.*
1903. **Carpenter, G.**, *On the relationship between the classes of the Arthropoda. Proc. Irish Acad. Dublin, Vol. 24, Sect. B.*
1903. **Hennings, C.**, *Zur Biologie der Myriapoden. I. Marine Myriapoden. Biol. Centralbl., Bd. 23.*
1903. **Packard, A.**, *Hints on the classification of the Arthropoda. The group a polyphyletic one. Proc. Amer. Phil. Soc., Vol. 42.*
1903. **Verhoeff, C.**, *Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitilanhänge der Tracheaten. Zool. Anz., Bd. 26,*
1904. **Bruntz, L.**, *Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol., T. 20.*
1904. **Haller, B.**, *Ueber den Bauplan des Tracheatencerebrums. Arch. mikr. Anat., Bd. 65.*
1904. **Hennings, C.**, *Zur Biologie der Myriapoden. Biol. Centralbl., Bd. 24.*
1904. — *Das Tömösvarysche Organ der Myriapoden I. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 76.*
1904. **Lankester, E.**, *The structure and classification of the Arthropoda. Q. Journ. Micr. Sc., (2), Vol. 47.*
1906. **Carpenter, G.**, *Notes on the segmentation and Phylogeny of the Arthropoda, with an account of the maxillae of Polyxenus. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 49.*
1906. **Hennings, C.**, *Das Tömösvarysche Organ der Myriapoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 80.*
1906 a. — *Die systematische Stellung und Einteilung der Myriapoden. Anschauungen und Erfahrungen 1758—1905. Zool. Annal., Bd. 2.*
1907. **Heymons, R.**, *Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Arthropoden. Erg. Fortschr. Zool., Bd. 1.*
1907. **Philiptschenko, J.**, *Ueber die Abstammung des Fettkörpers und der Nephrocyten bei den Arthropoden. Trav. Soc. Nat. Pétersbourg, T. 37.*
1908. **Kollmann, M.**, *Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. Ann. Sc. nat., (9), Vol. 9.*
1909. **Attems C.**, *Die Myriapoden der Vega-Eypedition. Arkiv Zool., Bd. 5.*
1910. **Biedermann, W.**, *Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. Winterstein, Handbuch vgl. Physiol., Bd. 2 (Myriap. Lief. 9, p. 892).*
1910. **Fredericq, L.**. *Die Sekretion von Schutz- und Nutzstoffen. Winterstein, Handbuch vgl. Physiol., Bd. 2 (Myriap. Lief. 4, p. 88).*

B. Diplopoda.

a) Anatomie.

1841. **Newport, G.**, *On the organs of reproduction and the development of the Myriapoda. Phil. Trans. R. Soc. London. 1841.*
1843. — *On the structure, relation and development of the nervous and circulatory system in the Myriapoda and macrurous Arachnida. Ibid. 1843.*
1877. **Bode, J.**, *Polyxenus lagurus de Geer. Ein Beitrag zur Anatomie, Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Chilognathen. Dissertat. Halle.*
1878. **Voges, E.**, *Beiträge zur Kenntnis der Iuliden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 31.*
1878. — *Das Tracheensystem von Glomeris. Zool. Anz. Bd. 1.*
1882. **Weber, M.**, *Ueber eine Cyanwasserstoff bereitende Drüse. Arch. mikr. Anat., Bd. 21.*
1884. **Dewitz, H.**, *Ueber das durch die Foramina repugnatoria entleerte Sekret bei Glomeris. Biol. Centralbl., Bd. 4.*
1886. **vom Rath, O.**, *Die Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Arch. mikr. Anat., Bd. 27.*
1886 a. — *Beiträge zur Kenntnis der Chilognathen. Dissert. Bonn.*

1888. **Saint-Remy, G.**, *Recherches sur le cerveau de l'Iule. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 106.*
1889. **Haase, E.**, *Eine Blausäure produzierende Myripodenart, Paradesmus gracilis. Sitz.-Ber. Ges. nat. Freunde, Berlin.*
1889. **Heathcote, F.**, *On some points of the anatomy of Polyxenus lagurus. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 30.*
1890. **vom Rath, O.**, *Ueber die Fortpflanzung der Diplopoden. Ber. nat. Ges. Freiburg i. Br., Bd. 5.*
1891. — *Zur Biologie der Diplopoden. Ibid. Bd. 5.*
1894. **Attems, C.**, *Die Kopulationsfüße der Polydesmiden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss., Wien, Bd. 103.*
1894—95. **Humbert, A.**, *und* **Saussure, H.**, *Myriapodes des environs de Genève. Mém. Soc. phys. Hist. nat. Genève, Vol. 32.*
1898. **Silvestri, F.**, *Note premliminari sulla morfologia dei Diplopodi. Rend. Acc. Lincei, Vol. 7, Sem. 1.*
1899. **Causard**, *Sur la respiration branchiale chez les Diplopodes. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 129.*
1899. **Hennings, C.**, *Das Tömösvarysche Organ bei Glomeris. Sitz.-Ber. nat. Freunde, Berlin.*
1899. **Verhoeff, C.**, *Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myripoden. VIII. Zur vergleich. Morphologie, Phylogenie, Gruppen- und Artsystematik der Chordeumiden. Arch. Nat., Bd. 65, I.*
1899—1900. **Attems, C.**, *System der Polydesmiden. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Bd. 67 u. 68.*
1900. **Verhoeff, C.**, *Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriapoden. X. Zur vergleich. Morphologie, Phylogenie, Gruppen- und Artsystematik der Lysiopetaliden. Zool. Jahrb., Bd. 13, Abt. Syst.*
1900. — *Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriapoden. XIII. Zur vergleich. Morphologie, Phylogenie, Gruppen- und Artsystematik der Ascopermosphora. Arch. Nat., Bd. 66, I.*
1901. **Nemeck, B.**, *Zur Phylogenie einiger Diplopodenfamilien. Zool. Anz., Bd. 24.*
1901. **Rossi, G.**, *Sul sistema nervoso sottointestinale dei Miriapodi. Atti Acc. Lincei, Vol. 10. Sem. 1.*
1901. **Verhoeff, C.**, *Ueber den Häutungsvorgang der Diplopoden. Nova Acta Leop. Carol., Bd. 77.*
1901. — *Ueber die Coxalsäcke der Diplopoden und die phylogenetische Bedeutung der Colobognathen. Zool. Anz., Bd. 24.*
1903. **Bruntz, L.**, *Sur la présence des reins labiaux et d'un organe phagocytaire chez les Diplopodes. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 136.*
1903. **Causard, M.**, *Recherches sur la respiration branchiale chez les Myriapodes diplodes. Bull. scient. France Belgique, T. 37.*
1903. **Pocock, R.**, *Remarks upon the morphology and systematics of chilognathous Diplopods. Ann. May. nat. Hist., (7), Vol. 12.*
1903. **Rossi, G.**, *Le glandole odorifere dell' Iulus communis. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 74.*
1903. **Silvestri, F.**, *Acari Myriapoda e Scorpiones hucusque in Italia reperta. Classis Diplopoda. Portici 1903.*
1904. **Rossi, G.**, *Sulla respirazione cutanea e branchiale dei Diplopodi. Zool. Anz., Bd. 27.*
1905. **Sinclair, F.**, *On some points in the anatomy of the Platydesmidae. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol., 49.*
1906. **Bruntz, L.**, *La phagocytose chez les Diplopodes. Arch. Zool. expér., (4), T. 5.*
1907. **Effenberger, W.**, *Die Tracheen bei Polydesmus. Zool. Anz., Bd. 31.*
1907. **Krug, H.**, *Beiträge zur Anatomie der Gattung Iulus. Jena. Zeitschr., Bd. 42.*
1907. **Robinson, M.**, *On the segmentation of the head of Diplopoda. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 51.*
1907. **Ziegler, H. E.**, *Die Tracheen bei Iulus. Zool. Anz., Bd. 31.*
1908. **Bruntz, L.**, *Les reins labiaux des Iules. Zool. Anz., Bd. 32.*
1909. **Effenberger, W.**, *Beiträge zur Knntnis der Gattung Polydesmus. Jena. Zeitschr. Nat., Bd. 44.*
1909. **Oettinger, R.**, *Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriapoden. Samenreifung und Samenbildung bei Pachyiulus varius. Arch. Zellforsch., Bd. 3.*
1910. **Evans, T.**, *Bionomical observations on some British Millipedes. Ann. Mag. nat. Hist., (8), Vol. 6.*
1910. **Reinecke, G.**, *Beiträge zur Kenntnis von Polyxenus. Jena. Zeitschr. Nat., Bd. 46.*
1910. **Verhoeff, K.**, *Ueber Diplopoden. Beiträge zur Kenntnis der Glomeriden, Iuliden, Ascospermophora und Lysiopetaliden, sowie zur Fauna Siciliens. Nova Acta Leop. Car., Bd. 92.*

1910. **Wernitzsch, W.**, *Beiträge zur Kenntnis von Craspedosoma simile und des Tracheensystems der Diplopoden. Jena. Zeitschr. Nat., Bd. 46.*
1911—12. **Verhoeff, K.**, *Die Diplopoden Deutschlands. Lief. 1—5. Leipzig 1911—12.*

b) Embryologie.

1874. **Metschnikoff, E.**, *Embryologie der doppelfüßigen Myriapoden. Zeitschrift wiss. Zool., Bd. 24.*
1877. **Stecker, A.**, *Die Anlage der Keimblätter bei den Diplopoden. Arch. mikr. Anat., Bd. 14.*
1886. **Heathcote, F.**, *The early development of Iulus terrestris. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 26.*
1889. — *The post-embryonic development of Iulus terrestris. Philos. Trans. R. Soc. London, Vol. 179.*
1898. **Silvestri, F.**, *Sulla morfologia dei Diplopodi. 3. Sviluppo del Pachyiulus communis (Savi.) Atti Acc. Lincei, (5), Vol. 7, Sem. 2.*
1903. **Lécaillon, A.**, *Sur le développement de l'ovaire de Polyxenus lagurus de Geer. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 136.*
1911. **Lignau, N.**, *Ueber die Entwicklung des Polydesmus abchasius Attems. Zool. Anz., Bd. 37.*
1911a. — *Die Embryonalentwicklung des Polydesmus abchasius. Ein Beitrag zur Morphologie der Diplopoden. (Russisch). Mém. Soc. Nat. Odessa, T. 38.*

C. Pauropoda.

(s. unter A: 1895 **Kenyon** *und 1895* **Schmidt***).*

1868. **Lubbock, J.**, *On Pauropus, a new type of Centipedes. Trans. Linn. Soc. London, Vol. 26.*
1894. **Schmidt, P.**, *Zur Kenntnis des inneren Baues des Pauropus. Huxleyi Lubb. Zool. Anz., Bd. 17.*
1902. **Hansen, H.**, *On the genera and species of the order Pauropoda. Vidensk. Medd. Naturh. For. Kopenhagen.*
1902. **Silvestri, P.**, *Acari Myriapoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Ordo Pauropoda. Portici.*

D. Symphyla.

(s. unter A: 1895 **Schmidt***).*

1839. **Gervais, P.**, *Sur un nouveau genre d'Insecte myriapodes. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 9.*
1883. **Wood-Mason, J.**, *Notes on the structure, postembryonic development and systematic position of Scolopendrella. Ann. Mag. nat. Hist., (5), Voll. 12.*
1885. **Grassi, B.**, *Morfologia della Scolopendrella. Atti Acc. Torino, Vol. 21.*
1886. **Grassi, B.**, *J progenitori degli Insetti e dei Miriapodi. Morfologia delle Scolopendrelle. Mem. Acc. Sc. Torino., (2), Vol. 37.*
1889. **Challande**, *On the presence of spinnerets in the Myriapoda. Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 3.*
1904. **Hansen, H.**, *The genera and species of the order Symphyla. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 47.*
1907. **Williams, S.**, *Habits and structure of Scutigerella immaculata (Newport). Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 33.*
1909. **Muir, F.**, und **J. Kershaw**, *On the eggs and instars of Scutigerella sp. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 53.*
1910. **Williams, S.**, *Notes on Scutigerella immaculata, its eggs and larva. Proc. 7th Intern. Zool. Congr. Boston 1907.*

E. Chilopoda.

a) Anatomie.

1844. **Newport, G.**, *Monograph of the class Myriapoda, order Chilopoda, with description on the general arrangement of the Articulata. Trans. Linn. Soc. London, Vol. 19.*
1879. **Sograff, N.**, *Ueber die Organisation der Myriapoden. Zool. Anz., Bd. 2.*
1881. **Fanzago, F.**, *Sulla secrezione ventrale del Geophilus gabrielis. Atti Ist. Veneto, (5), Vol. 7.*
1882. **Tömösvary, E.**, *Ueber das Respirationssystem der Scutigeriden. Math.-nat. Ber. Ungarn, Bd. 1.*
1882. **Voges, E.**, *Das Respirationssystem der Scutigeriden. Zool. Anz., Bd. 5.*
1883. **Chatin, J.**, *Observations morphologiques sur les origines de l'artère récurrente chez les Myriapodes. Bull. Soc. Philom. Paris, (7), T. 7.*

1884. ***Tömösvary, E.***, *Ueber den Bau der Spinndrüsen der Geophiliden. Math.-nat. Ber. Ungarn, Bd. 2.*

1885. ***Haase, E.***, *Schlundgerüst und Maxillarorgan von Scutigera. Schneider's Zool. Beitr., Bd. 1.*

1885. ***Heathcote, F.***, *On a peculiar sense organ of Scutigera coleoptrata. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 25.*

1885. ***Soulié, H.***, *Appareil venimeux et venin de la Scolopendre. Thèse Montpellier.*

1886. ***Macé***, *Les glandes praeanales et la phosphorescence des Géophiles. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 103.*

1889. ***Herbst, C.***, *Anatomische Untersuchungen an Scutigera coleoptrata. Dissert. Jena.*

1889. ***Schaufler, B.***, *Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 39.*

1889. ***Willem, V.***, *Note sur l'existence d'un gésier et sur sa structure dans la famille des Scolopendrides. Bull. Ac. R. Sc. Belgique, T. 18.*

1890. ***Balbiani, E.***, *Le tube digestif de Cryptops. Arch. Zool. expér., (2), T. 8.*

1890. ***Plateau***, *Les Myriapodes marins. Journ. Anat. Phys.*

1891. ***Herbst, C.***, *Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Bibl. Zoologica, Heft 9.*

1891. ***Willem, V.***, *Ocelles de Lithobius. C. R. Ac. Sc., T. 113.*

1892. ***Sinclair, F.***, *A new mode of respiration in the Myriapoda (Scutigera). Ann. Mag. nat. Hist., (6), Vol. 9.*

1892. ***Willem, V.***, *L'organe de Tömösvary de Lithobius forficatus. Bull. Soc. Malac. Belgique, T. 27.*

1393. ***Adensamer, Th.***, *Zur Kenntnis der Anatomie und Histologie von Scutigera coleoptrata. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 43.*

1894. ***Duboscq, O.***, *La glande venimeuse de la Scolopendre. Thèse Paris.*

1896. — *La terminaison des vaisseaux et les corpuscules de Kowalewsky chez les Scolopendrides. Zool. Anz., Bd. 19.*

1896. — *Les glandes ventrales et la glande venimeuse de Chaetechylene vesuviana Newp. Bull. Soc. Linn. Norm. (4), T. 9.*

1896. ***Garbowski, F.***, *Phyletische Deutung der Lithobius-Formen. Zool. Jahrb., Bd. 9, Abt. Syst.*

1896. ***Rosenstadt, B.***, *Zur morphologischen Beurteilung der Augen von Scutigera. Zool. Anz., Bd. 19.*

1897. ***Duboscq, O.***, *Sur le systéme nerveux sensitif des Trachéates. Arch. Zool. expér., (3), T. 5.*

1897. ***Willem, V.***, *Les glandes filaires (coxales) des Lithobius. Ann. Soc. entom. Belg., T. 41.*

1898. ***Duboscq, O.***, *Sur les globules sanguins et les cellules à carminate des Chilopodes. Arch. Zool. expér., (3), T. 6.*

1899. ***Sograff, N.***, *Sur les organes céphaliques latéraux des Gloméris. C. R. Ac. Sc. Paris, T. 129.*

1900. ***Hemenway, J.***, *The structure of the eye of Scutigera. Biol. Bull., Vol. 1.*

1902. ***Pocock, R.***, *A new and annectant type of Chilopod. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 45.*

1902—06. ***Verhoeff, C.***, *Gliederfüßler. Chilopoda. Bronns Klass. und Ordn. Tierr., Bd. 5, Abt. II, Lief. 63—74.*

1903. ***Hennings, C.***, *Zur Biologie der Myriapoden. I. Marine Myriapoden. Biol. Centralbl., Bd. 23.*

1903. ***Walton, L.***, *The arrangement of the segmental muscles in the Geophilidae and bearing upon the double nature of the segment in the Hexapoda and Chilopoda. Science, Vol. 17.*

1904. ***Hennings, C.***, *Zur Biologie der Myriapoden. II. Bemerkungen über Glomeris marginata Villers. Biol. Centralbl., Bd. 24.*

1905. ***Verhoeff, C.***, *Ueber die Entwicklungsstufen der Steinläufer, Lithobiiden, und Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Zool. Jahrb., Suppl. 8.*

1906. — *Vergleichend-morphologische Studie über die coxopleuralen Körperteile der Chilopoden, mit besonderer Berücksichtigung der Scolopendromorpha, ein Beitrag zur Anatomie und Systematik derselben. Nova Acta Leop. Carol., Bd. 86.*

b) Embryologie.

1875. ***Metschnikoff, E.***, *Embryologisches über Geophilus. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 25.*

1882. ***Sograff, N.***, *Zur Embryologie der Chilopoden. Zool. Anz., Bd. 5.*

1883. — *Materialien zur Kenntnis der Embryonalentwicklung von Geophilus ferrugineus und G. proximus (russisch). Nachr. Ges. Freunde Naturw. Moskau, Bd. 43.*

1897. ***Heymons, R.***, *Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin.*

1901. — *Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, Heft 33.*

Myriapoda.

Inhaltsübersicht.

II. Unterklasse der Opisthogoneata.

Hexapoda. Insecta.

Von

E. Bugnion (Lausanne).

Unter Mitarbeit von **E. A. Göldi** (Bern).

Mit 115 Figuren im Text.

Ungleichmäßig (heteronom) gegliederte Antennaten mit annähernd konstanter Segmentzahl. Der Körperstamm zerfällt in Kopf, 3-gliedrige Brust und meistens 10-gliedrigen Hinterleib. Jedes der drei Brustsegmente mit einem Fußpaar. Gewöhnlich geflügelt. Zusammengesetzte Augen fast immer vorhanden. Manchmal Ocellen. Mündung der Geschlechtsorgane immer am Ende des Hinterleibs.

I. Systematische Uebersicht.

I. Hauptabteilung: **Apterygota (Ametabola).**

Ohne Flügel. Wenigstens bei den Thysanuren mit Rudimenten von Abdominalgliedmaßen. Ohne Metamorphose.

I. Ordnung: **Thysanura.**

Mit 10 Abdominalsegmenten und 2—3 gegliederten borstenförmigen Anhängen (Cerci) am Analsegment. Zusammengesetzte Augen und Ocellen vorhanden oder fehlend. Machilis, Lepisma, Nicoletia, Campodea, Japyx.

II. Ordnung: **Collembola.** Springschwänze.

Mit 6 oder weniger Abdominalsegmenten. Fast immer eine Springgabel am Ende des Hinterleibes. Ohne zusammengesetzte Augen. Bisweilen mit Ocellen. Smynthurus, Podura, Anurida, Isotoma, Macrotoma.

II. Hauptabteilung: **Pterygota.**

Mit je einem Paar Flügel am 2. und 3. Thoracalsegment. Doch kommen ungeflügelte Formen vor, die aber von geflügelten Vorfahren abzuleiten sind.

A. Mit allmählicher Verwandlung (Hemimetabola).

III. Ordnung: **Orthopteroidea.**

Insekten mit allmählicher Verwandlung, mit beißenden Mundteilen. Verschieden gestaltete Styli und Cerci am Hinterleib. Geschlechtsöffnung mit Ausnahme der Forficulidae unpaar.

I. Unterordnung: **Orthoptera.**

Vorderflügel fester chitinisiert und häufig kürzer als die Hinterflügel. Hinterflügel fächerförmig zusammenfaltbar.

1. Gruppe: Saltatoria.

1. Fam. Acridiidae, Feldheuschrecken. Körper seitlich zusammengedrückt. Fühler kurz. Kein äußerlich sichtbarer Ovipositor. Acridium, Pachytylus, Caloptenus, Oedipoda, Stenobothrus, Tettix, Tryxalis.

2. Fam. Locustidae, Laubheuschrecken. Körper seitlich zusammengedrückt. Fühler lang. Weibchen mit einem säbelförmigen Ovipositor. Locusta, Decticus, Thamnotrizon, Platycleis, Ephippigera.

3. Fam. Gryllidae, Grillen, Grabheuschrecken. Körper flach. Tarsen 3-gliedrig. Fühler lang. Hinterflügel in der Ruhestellung die Flügeldecken peitschenförmig überragend. Gryllus, Myrmecophila, Platyblemma, Gryllotalpa (Vorderbeine stark erweitert, zu Grabbeinen umgewandelt).

2. Gruppe: Gressoria.

4. Fam. Mantidae, Fangheuschrecken. Vorderbeine zu Fangzangen umgestaltet Mantis (Gottesanbeterin), Empusa, Gongylus.

5. Fam. Phasmidae, Gespensterheuschrecken. Prothorax kurz. Körper lang, stabförmig, selten blattförmig. Die 3 Beinpaare einander gleich. Bacillus, Phasma, Dixippus, Phyllium.

3. Gruppe: Cursoria.

6. Fam. Forficulidae, Ohrwürmer. Letztes Abdominalsegment mit 2 ungegliederten Cerci, welche eine mehrfach assymmetrische Zange bilden. Vorderflügel kurz, zu hornigen Flügeldecken umgewandelt. Geschlechtsöffnungen getrennt oder einseitig rudimentär. Von einigen Autoren als eigene Ordnung (Dermaptera) aufgestellt. Forficula, Labidura.

7. Fam. Hemimeridae, Küchenschaben-ähnlich, blind, flügellos. Ein Paar lange, ungegliederte Cerci. Coxae klein, voneinander getrennt. Lebendiggebärend. Parasitisch im Haarkleid afrikanischer Nager. Hemimerus.

8. Fam. Blattidae, Schaben. Fühler lang. 2 gegliederte Cerci. Körper flach und breit. Vorder- und Hinterflügel beinahe gleichlang. Coxae groß, genähert. Die 3 Beinpaare wenig voneinander verschieden. Blatta, Periplaneta, Panesthia.

II. Unterordnung: **Isoptera.**

Termiten, „weiße Ameisen". Flügel hinfällig, nur bei den Geschlechtstieren vorhanden. Staaten bildend (einzige Ausnahme von der Regel, daß Staatenbildung sonst bloß bei höheren Hymenoptera vorkommt). Mit sehr weitgehendem Polymorphismus. Differenzierte Soldaten, Arbeiter, sowie ♂ und ♀ Imagines aufweisend. Calotermes, Hodotermes, Coptotermes, Eutermes, Termes. — Die Termiten sind, mit Ausnahme der Flügelstruktur, den Blattiden sehr ähnlich.

III. Unterordnung: **Embiidae.**

Flügel nicht hinfällig. Zuweilen flügellos. Einzeln lebend. Oligotoma, Embia.

IV. Unterordnung: **Psocidae.**

Flügel nicht hinfällig, manchmal (bei tropischen Arten) mit Schuppen besetzt, zuweilen atrophisch. Psocus, Atropos, Clothilla (Holz- und Bücherläuse).

Abweichende, durch Parasitismus degenerierte Formen:

Mallophaga, Pelz- und Federläuse. Flügellos. Ohne facettierte Augen. Mit beißenden Mundteilen. Trichodectes, Philopterus, Liotheum, Menopon, Lipeurus.

Pediculi, Haar- und Kleiderläuse. Flügellos, ohne facettierte Augen. Mit saugenden Mundteilen. Pediculus, Haematopinus, Phthirius.

V. Unterordnung: **Pseudoneuroptera** (Amphibiotica).

Mit allmählicher Metamorphose. 4 häutige Flügel. Larven im Wasser lebend.

1. Fam. Perlidae (Plecoptera), Afterfrühlingsfliegen. Hinterleib meist mit 2 langen Cerci. Beide Flügelpaare groß, weitmaschig geadert. Hinterflügel breiter und teilweise faltbar. Larven Thysanuren-ähnlich. Perla, Nemura.

2. Fam. Libellulidae (Odonata), Wasserjungfern. Beide Flügelpaare groß, reich netzartig geadert, glasartig. Hinterflügel nicht faltbar. Beine am Thorax nach vorn gerückt. Hinterleib mit 2 ungegliederten Analgriffeln. Larven mit einer großen, vorstreckbaren, zu einer Zange umgeformten Unterlippe. Libellula, Anax, Aeschna, Epitheca, Cordulia, Calopteryx, Agrion.

3. Fam. Ephemeridae, Eintagsfliegen. Mundteile verkümmert. Flügel zarthäutig; die hinteren kleiner oder fehlend. Hinterleib mit 2 oder 3 langen Cerci. Ephemera, Palingenia, Cloë.

IV. Ordnung: **Thysanoptera** (Physopoda, Blasenfüße).

Insekten mit allmählicher Verwandlung. Mundteile saugend. Die Klauen der kurzen Füße mit dem Haftlappen des Tarsus zu einem ausstülpbaren Blasenapparat verwandelt. Flügel sehr schmal, mit reduziertem Adersystem, mit lang gefranstem Rande, oft fehlend oder rudimentär. Nervensystem konzentriert. Thrips, Aeolothrips, Idolothrips.

V. Ordnung: **Rhynchota** (Schnabelkerfe).

Insekten mit allmählicher Verwandlung (bei den Männchen der Cocciden vollkommene Verwandlung). Die Mundteile bilden einen zum Stechen und Saugen eingerichteten Schnabel.

1. Unterordnung: **Heteroptera** (Hemiptera, Wanzen).

4 Flügel (selten fehlend). Flügeldecken hornig, jedoch an der Spitze häutig. Hinterflügel häutig.

1. Gruppe. Geocores (Landwanzen). Pentatoma, Syromastes, Alydus, Pyrrhocoris, Lygaeus, Miris, Capsus, Cimex (Acanthia, Bettwanze), Reduvius, Harpactor, Sycanus.

2. Gruppe. Hydrocores (Wasserwanzen). Hydrometra, Gerris, Halobates, Cylindrostethus, Corixa, Naucoris, Nepa, Ranatra, Belostoma, Notonecta.

2. Unterordnung: **Homoptera** (Zirpen).

Vorder- und Hinterflügel gleichgestaltet, häutig, doch sind die Vorderflügel etwas härter. Cicada, Fulgora, Flata, Pseudophana, Centrotus, Aphrophora, Tettigonia, Ledra.

3. Unterordnung: **Phytophthires** (Pflanzenläuse).

Psyllidae (Blattflöhe), 2 Flügelpaare. Vorderflügel pergamentartig. Psylla, Livia.

Aphidae (Blattläuse), 2 häutige, beim Weibchen meist fehlende Flügelpaare. Aphis, Chermes, Schizoneura, Phylloxera.

Coccidae (Schildläuse). Weibchen flügellos, in Form eines Schildes den Pflanzen anhaftend. Rüssel sehr lang, eine fadenartige Schleife bildend. Männchen geflügelt, die Hinterflügel zu Halteren umgewandelt.

B. Mit vollkommener Verwandlung (Metabola).

VI. Ordnung: **Coleoptera** (Käfer).

Insekten mit vollkommener Metamorphose und beißenden Mundteilen. Vorderflügel (Flügeldecken, Elytren) hornig. Hinterflügel häutig, der Quere und Länge nach faltbar. Larven mit beißenden Mundteilen, bald thysanurenähnlich, bald engerlingartig, oder fußlos, madenförmig. Zahlreiche Gattungen mit zur Zeit annähernd 120000 beschriebenen Arten.

Aelteres, sogenanntes „Tarsalsystem“ von Latreille (1796):

1. Gruppe: Trimera. Tarsen 4-gliedrig mit einem rudimentären Gliede. Coccinellidae, Endomychidae.

2. Gruppe: Tetramera. Tarsen 5-gliedrig mit einem verkümmerten und versteckten Gliede. Chrysomelidae, Cerambycidae, Bostrychidae, Curculionidae.

3. Gruppe: Heteromera. Tarsen der beiden vorderen Beinpaare 5-gliedrig, diejenigen der hintern 4-gliedrig. Vesicantia (Meloidae), Rhipiphoridae, Oedemeridae, Cistelidae, Helopidae, Tenebrionidae.

4. Gruppe: Pentamera. Tarsen (mit wenigen Ausnahmen) an allen Beinen 5-gliedrig. Xylophaga, Malacodermata, Elateridae, Buprestidae, Lamellicornia, Silphidae, Pselaphidae, Staphylinidae, Hydrophilidae, Dytiscidae, Carabidae, Cicindelidae.

Neueres, natürlicheres System, von Leconte und Horn (1883) vorgeschlagen:

I. Abteilung: Adephaga: Familien: 1) Cicindelidae, 2) Carabidae, 3) Paussidae, 4) Rhysodidae, 5) Haliplidae, 6) Pelobiidae, 7) Dytiscidae, 8) Gyrinidae.

II. Abteilung: Polyphaga: Alle übrigen Familien, weitaus die Mehrzahl der Käfer umfassend.

Infolge von Parasitismus degenerierte Gruppe:

Stylopidae (Strepsiptera).

Männchen mit großen Hinterflügeln. Vorderflügel verkümmert. Weibchen flügellos, wurmförmig. Schmarotzer bei Wespen und Homopteren. Stylops, Xenos.

VII. Ordnung: **Hymenoptera** (Hautflügler).

Insekten mit vollkommener Verwandlung, mit zum Beißen eingerichteten Mandibeln und meist zum Saugen eingerichtetem Maxillolabialapparat. Gewöhnlich 4 häutige, durchsichtige, spärlich geaderte Flügel. Larven mit Ausnahme der Blattwespen fußlos, madenförmig. Die höher stehenden Hymenoptera biologisch bemerkenswert durch Staatenbildung (beruhend auf Arbeitsteilung bezüglich der Geschlechtsfunktion), die im Polymorphismus der Kasten morphologisch zum Ausdruck gelangt.

1. Gruppe: Terebrantia. Weibchen mit Legebohrer oder Legeröhre. Tenthredinidae (Blattwespen). Larven raupenähnlich, aber durch größere Anzahl der Beinpaare (9—11) unterscheidbar. Uroceridae (Holzwespen), Cynipidae (Gallwespen), Proctotrypidae, Chalcididae, Ichneumonidae (Schlupfwespen), Braconidae, Evaniidae, Trigonalidae. Larven der sechs letzteren Familien in Larven und Eiern anderer Insekten schmarotzend.

2. Gruppe: Aculeata. Weibchen mit Stachel und Giftdrüsen. Chrysididae (Goldwespen), Formicidae (Ameisen, Arbeiter flügellos), Fossores (Grabwespen), Vespidae (Faltenwespen), Apidae (Bienen und Hummeln).

VIII. Ordnung: **Neuroptera** (Netzflügler).

Mit vollkommener Verwandlung. 4 häutige Flügel. Larven im Wasser oder Landbewohner.

1. Fam. Sialidae. Sialis, Corydalis, Raphidia.

2. Fam. Myrmeleonidae (Hemerobiidae). Larven mit ausgehöhlten, saugenden Mandibeln. Myrmeleon (Ameisenlöwen), Ascalaphus, Nemoptera, Mantispa, Hemerobius, Osmylus, Chrysopa, Sisyra (Larve in Spongilla).

3. Fam. Panorpidae (Schnabelfliegen). Larven raupenförmig. Panorpa, Bittacus, Boreus (Flügel rudimentär).

[Fam. 1–3: Planipennia (Megaloptera)]

4. Fam. Phryganidae (Trichoptera, Frühlingsfliegen). Mandibeln rudimentär. Maxillen kräftig, einen häutigen, stumpfen Rüssel bildend. Körper behaart, seltener beschuppt. Hinterflügel gewöhnlich größer als die Vorderflügel, fächerartig faltbar. Die engerlingartigen Larven leben in Wohnröhren, meist in bewegtem Wasser. Phryganea, Anabolia, Limnophilus, Halesus, Helicopsyche, Hydroptila.

IX. Ordnung: **Lepidoptera** (Schmetterlinge).

Insekten mit vollkommener Verwandlung und saugenden Mundteilen. Maxillen verlängert, meist einen einrollbaren Rüssel bildend. Körper samt den Flügeln mit Schuppen (umgewandelten Haaren) bedeckt. Vorderes und hinteres Flügelpaar im allgemeinen in Form und Beschaffenheit gleichartig oder ähnlich, derbhäutig, unter allen Insekten, neben Orthoptera (Cursoria und Saltatoria) und Neuroptera (Planipennia), die größte Oberflächen-Entfaltung aufweisend.

Hinterflügel in der Regel etwas kleiner, mit dem Vorderflügel zwecks erhöhter Flugleistung entweder durch Haftlappen (Jugum) des letzteren verbunden (Jugatae; primitivere Formen, Hepialidae, Micropterygidae) oder durch Haftborsten (Frenulum), bzw. durch verbreiterte Humeralecke (Frenatae; höhere Formen), Fig. 24, 25.

Larven raupenförmig, mit beißenden Mundteilen, mit Afterfüßen, selten (Micropteryx) fußlos, im allgemeinen mit 5 (Spanner) bis 8 (Maximalzahl) Beinpaaren.

Vorderflügel nicht faltbar; bei Tagschmetterlingen auch die Hinterflügel nicht, während bei einem ziemlich großen Teil der Nachtschmetterlinge bis zu einem gewissen Grade faltbare Hinterflügel vorkommen (Noctuidae, Tortricidae usw.). Bei Tagschmetterlingen (Rhopaloceren) in Ruhestellung beide Flügelpaare dorsalwärts, mit der ganzen Oberfläche vertikal aneinandergelegt; bei den Nachtschmetterlingen (Heterocera) dachig horizontal übereinandergelegt und nach hinten dem Rücken angeschmiegt.

1. Gruppe: Microlepidoptera (Kleinschmetterlinge): Pterophoridae, Tineidae, Pyralidae, Tortricidae.

2. Gruppe: Geometrina (Spanner): Phytometridae, Dendrometridae.

3. Gruppe: Nocturna (Eulen): Ophiusidae, Plusiadae, Agrotidae, Cuculliadae, Acronyctidae.

4. Gruppe: Bombycina (Spinner): Bombycidae, Saturnidae, Psychidae, Zygaenidae, Cossidae, Liparidae, Euprepiadae, Notodontidae.

5. Gruppe: Sphingina (Schwärmer): Sesiadae, Sphingidae.

6. Gruppe: Rhopalocera (Tagfalter): Hesperidae, Lycaenidae, Satyridae, Nymphalidae, Heliconiidae, Equitidae.

X. Ordnung: **Diptera** (Zweiflügler).

Insekten mit vollkommener Verwandlung, mit saugenden, häufig stechenden Mundteilen. Vorderflügel häutig, durchsichtig. Hinterflügel zu Schwingkölbchen (Halteren) umgestaltet. Larven madenförmig, ohne Beine, aber teilweise mit Fußstummeln, mit oder ohne abgesonderten Kopf.

1. Gruppe. Die Larve verwandelt sich nach Abwerfen ihrer Körperhaut in eine nach Schmetterlings-Typus gestaltete Puppe (Pupa obtecta). Cecidomyidae, Mycetophilidae, Culicidae (Stechmücken, Culex, Anopheles, Corethra), Chironomidae, Psychodidae (Eulenmücken), Tipulidae (Schnacken), Bibionidae, Simuliidae, Tabanidae (Bremsen), Asilidae, Bombyliidae, Empidae, Leptidae.

2. Gruppe. Die Larve verpuppt sich innnerhalb ihrer erhärtenden Körperhaut (Pupa coarctata, tonnenförmige Puppe). Stratiomyidae, Syrphidae (Eristalis, Volucella, Syrphus), Muscidae (Oestrus, Conops, Gymnosoma, Tachina, Sarcophaga, Musca, Glossina [Tsetse-Fliege] Anthomyia, Trypeta, Phora).

Durch Parasitismus degenerierte Gruppen:

Termitoxeniidae, mit einem großen aufgetriebenen (physogastren) Abdomen. Flügel rudimentär. In Termitennestern schmarotzend. Wahrscheinlich ametabol. Männchen unbekannt. Termitoxenia.

Pupipara (Lausfliegen). Lebendig gebärend. Die Larven kommen kurz vor ihrer Verpuppung zur Welt. Schmarotzer. Flügel häufig rudimentär. Melophagus, Braula (auf Bienen schmarotzend), Ornithomyia, Hippobosca, Nycteribia (auf Fledermäusen).

Pulicidae (Siphonaptera, Aphaniptera, Flöhe). Stechende Mundteile. Keine Flügel. Keine Facettenaugen. Larven wurmförmig. Pulex, Sarcopsylla (Sandfloh), Ceratopsyllus.

II. Aeußere Organisation.

Der Körper der Hexapoden zerfällt in 3 deutlich voneinander abgesetzte Regionen: Kopf, Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen). Diese Gruppierung, welche bei den Larven, speziell den fußlosen Maden, noch undeutlich erscheint, ist bei den erwachsenen Insekten (Imagines) immer scharf ausgeprägt.

Am Aufbau des ungegliederten Kopfes sind wahrscheinlich 6 ursprüngliche Segmente beteiligt:

drei präorale: 1) das die Augen tragende Stirnsegment, vom Protocerebrum innerviert[1], 2) das die Antennen tragende Antennalsegment, vom Deutocerebrum innerviert, 3) das Postantennalsegment, vom Tritocerebrum innerviert[2];

drei postorale, die Mandibular-, Maxillar- und Labialsegmente, innerviert durch das Ganglion infraoesophageum.

Das Postantennalsegment trägt bei den Crustaceen das zweite Fühlerpaar.

Einzelne Autoren haben bei den primitiven Insekten (Anurida) ein 7. Kopfsegment beschrieben, das sog. Zwischensegment, mit einer mittleren, ventral stehenden Partie (Lingua) und zwei seitlichen dorsalen (Superlinguae), einem Segment entsprechend, welches bei den Crustaceen das erste Maxillenpaar trägt. Jenes Zwischensegment scheint bei den höheren Insekten vollkommen atrophisch.

Die Brust ist aus 3 Segmenten zusammengesetzt: Prothorax, Mesothorax und Metathorax, welche den 3 vorderen Rumpfsegmenten der Myriapoden entsprechen. — Die typische Segmentzahl des Hinterleibes ist 10 oder 11. — Brust und Abdomen bilden zusammen den Rumpf, dem Rumpfe der Symphylen vergleichbar. — Unter den Apterygoten besitzen die Thysanura 10 Abdominalsegmente, die Collembola eine wechselnde Zahl, doch stets weniger als 10. Bei der Imago der höheren Insekten (Pterygota) ist die Zahl der Abdominalsegmente eine wechselnde, meist geringer als 10. Dieses Verhalten kommt dadurch zustande, daß die letzten Abdominalsegmente, welche zu dem Genitalapparat in Beziehung stehen, sich in Begattungsorgane umbilden. Ferner kann man häufig nachweisen, daß das vorderste oder die 2 ersten Abdominalsegmente mit dem Thorax verschmelzen. Das sog. Mediärsegment der Hymenopteren (Latreille) ist nichts anderes als das erste mit dem Thorax verwachsene Abdominalsegment. Bei manchen Insekten (Macrolepidopteren, Dipteren, Rhynchoten) ist dagegen das dritte Thoracalsegment mit dem Abdomen vereinigt. Bei der Blatta ♀ sind die Dorsalplatten 8 und 9 äußerlich nicht sichtbar. Das ♂ der Wespe hat 7 Abdominalringe, das ♀ nur 6.

An der Kopfkapsel hat man, um die Beschreibung zu erleichtern, folgende Teile unterschieden (Fig. 2): 1) die Frons, 2) den Clypeus (Epistomum), durch eine Sutur an der Stirn befestigt, 3) die Oberlippe (Labrum), ein unpaares Stück am Vorderrande des Clypeus artikuliert, oben 4) den Vertex, hinten 5) das Occiput, seitlich 6) die Backen (Genae).

Als Basilarplatte oder Gula (pièce basilaire Straus Durkheim 1828) wird eine Chitinplatte bezeichnet, welche der Ventralseite

1) Die Augen reichen, wenn sie groß sind, nach hinten weit über die Grenzen des Frontalsegmentes hinaus.

2) Vom Deutocerebrum wird, nach Janet, der Ocellus anterior innerviert, vom Tritocerebrum, welches bei den Insekten sehr reduziert ist, der Ocellus posterior und der Infrapharynx.

des Kopfes anliegend dazu bestimmt ist, die Unterlippe zu tragen. Wohl kann dieselbe als der (beweglich gewordene) Sternit des Labialsegmentes betrachtet werden. Bei manchen Insekten (Melolontha, Creophilus, Blatta) ist, außer dem Basilare, eine schmälere Platte (Praebasilare Straus) unterschieden worden.

Hat man die Basilarplatte mit der Unterlippe und den beiden Maxillen entfernt, so wird eine weite Ausrandung (Incisura gnathalis) ersichtlich, an deren Hinterrand die Maxille gelenkig eingefügt ist. Ein jederseits neben dem Foramen occipitale ziehender Pfeiler (Trabecula occipitalis) ist dazu dienlich, das Gelenk zu stützen. Bei den Hymenopteren gibt es eine längliche mediane Ausrandung, in welcher der Maxillo-labialapparat verborgen ist. Bei den Hemipteren gibt es, statt der Ausrandung, eine eiförmige Oeffnung, an deren Rand der Rüssel inseriert. Die das Foramen occipitale unten schließende Haut heißt die Jugularmembran. Sie kann, z. B. bei Blatta, durch besondere Jugularplatten verstärkt sein. Bei einigen Insekten (Cicada, Fulgora) ist die ventrale Kopfwand vollkommen häutig.

Im Inneren des Kopfes findet sich ein chitinisiertes Tentorium (Fig. 3), welches embryologisch durch 2 Falten des Integuments angelegt wird. Das Tentorium besteht aus einer mittleren, in der Regel durchlöcherten Platte, mit 2 nach vorn und oben gerichteten Pfeilern. Der Oesophagus, sowie die cerebro-suboesophagealen Konnektive treten durch die Oeffnung. Die Rolle des Tentorium besteht darin, 1) die Kopfganglien zu stützen, 2) gewisse Teile der Kopfkapsel zu verstärken, 3) Muskelinsertionen zu sichern. Bei den Hemipteren dient das als Rinne ausgebildete Tentorium im speziellen: 1) den Pharynx zu stützen, 2) die Gleitbahnen zu bilden, an denen die Stilette geführt werden, 3) die Speichelpumpe zu tragen, 4) als Ansatz für den Pumpenmuskel.

Die Körpersegmente bieten in der Regel 2 chitinisierte Halbringe dar, einen dorsalen (Tergit) und einen ventralen (Sternit). Die chitinisierten, dachziegelförmig sich deckenden Teile sind durch elastische Membranen aneinander befestigt. Häufig ist die Dorsalplatte aus 3 Platten zusammengesetzt, dem in der Mitte liegenden eigentlichen Tergit und den seitlichen Epimeren. Das Stigma liegt in solchem Falle stets zwischen Tergit und Epimer. Die Ventralplatte kann in ähnlicher Weise einen medialen Sternit und 2 seitliche Episternite aufweisen. — Zuweilen werden auch die Epimeren und Episternite zusammen Pleurae genannt.

Die beiden Halbringe (Tergit und Sternit) sind in der Regel am Abdomen sehr deutlich. Am Thorax dagegen ist, infolge der Entwickelung der Flügel und Beine, die ursprüngliche Bildung manchmal schwer zu erkennen. Bei Coleopteren, Hemipteren, wird der große, bewegliche prothoracale Tergit auch Pronotum genannt. Das entsprechende Epimer ist mit dem Stigma nach unten verdrängt. Der mesothoracale Tergit, ein dreieckiges, zwischen den Flügeldecken befindliches Stück, ist das Scutellum. An der Bauchseite sind die Bruststernite sehr klein, die Episternite und Epimeren dagegen recht groß. — Bei Hymenopteren, Dipteren und Lepidopteren sind die 3 Brustsegmente inniger miteinander vereinigt und bilden ein mehr oder weniger einheitliches Stück (Corselet). Bei vielen Wespen, Ameisen usw. ist das Abdomen durch zwei sehr verengte Segmente (Petiolus) dem Thorax angehängt (die bekannte Einschnürung der sog. „Wespentaille“).

Die Gliedmaßen (Extremitäten).

Stets entsprechen die Gliedmaßen der Insekten einem einzigen Segment. Es gibt 2 Sorten von Extremitäten (Appendices): 1) die ventralen (Fühler, Mundgliedmaßen, Füße, Legeröhre und Stachel), vom Sternit getragen, 2) die dorsalen (Flügel, Kiementracheen), dem Tergit angehängt. Ursprünglich war sicher jedes Rumpfsegment (wie noch bei *Peripatus* und den Myriapoden) mit einem Paar ventraler Gliedmaßen ausgestattet. Bei den Hexapoden haben sich nur die 3 Gliedmaßenpaare des Thorax als Füße erhalten. Manchmal jedoch trägt das Abdomen rudimentäre Extremitäten (falsche Beine der Raupen und Blattwespenlarven). Am Kopfe sind die Fühler aus einem, die Mundteile aus drei modifizierten, ventralen Gliedmaßenpaaren entstanden. Die Legröhre der Ichneumoniden, der Stachel der Wespe stellen modifizierte, ventrale Extremitäten dar.

1. Die Gliedmaßen des Kopfes.

Es finden sich typisch 4 Paar Kopfgliedmaßen, die man in der Reihenfolge von vorn nach hinten als Antennen (Fühler), Mandibeln, Maxillen und Unterlippe bezeichnet. Vergleicht man diese Kopfgliedmaßen mit den analogen Gliedmaßen der Krebse, so sieht man, daß den Myriapoden und Insekten das 2. Antennenpaar fehlt. Passenderweise teilt man die Kopfgliedmaßen selbst wieder in 2 Gruppen, von denen die eine durch das Fühlerpaar, die andere durch die Mundgliedmaßen oder Mundteile gebildet wird.

Die Fühler (Antennae) der Hexapoden sind stets in einem Paar vorhanden, präoral, entspringen von der Stirn oder von der Seite, sind lang oder kurz, meist vielgliedrig, im einzelnen außerordentlich verschieden gestaltet, sehr häufig bei beiden Geschlechtern dimorph. Sie sind Tastorgane und zugleich Träger des Spür- und Geruchssinnes. Diese miteinander kombinierten Sinne machen aus der Insektenantenne ein Orientierungsorgan erster Ordnung. Die Nerven, welche in die Antennen eindringen, kommen vom Deutocerebrum.

Die Mundgliedmaßen sind außerordentlich verschiedenartig gestaltet, je nach den speziellen Funktionen, denen sie angepaßt sind, die im Kauen, Zerreiben, Zerbeißen, Saugen und Stechen usw. bestehen. Immerhin läßt ihr Gesamtbau stets einen bestimmten Grundtypus erkennen; er zeigt entweder:

I. den *beißenden* (*mandibularen*) *Typus* im allgemeinen vorhanden beim Imaginalzustand der primitiveren, paläontologisch und phylogenetisch älteren Insektenordnungen sowie auch bei den Larvenzuständen sämtlicher Ordnungen (Apterygota, Orthoptera, Neuroptera, Coleoptera); } Mandibulata

II. den *leckend-schlürfenden Typus*, den Uebergang vom beißenden zum rein-saugenden bildend: Mandibeln beißend, Maxillolabialkomplex suctorial (höhere Hymenoptera);

III. den *saugenden* (*suctorialen*) *Typus*, zerfallend in 2 Abarten:

a) *stechend-saugend* (Hemiptera, Diptera partim),

b) *rein-saugend* (Lepidoptera),

morphologisch am meisten abgeänderte, wahrscheinlich paläontologisch und phylogenetisch jüngere Gruppe.

Uebrigens ist das Verhältnis dieser beiden Abarten zueinander als Konvergenz-Erscheinung aufzufassen: als stammesgeschichtlich jüngste darf wohl die durch die Schmetterlinge repräsentierte, rein-saugende, angesehen werden. } Haustellata (II–III)

Eine der schönsten Leistungen der vergleichend-anatomischen Forschung (Savigny 1816) war die Zurückführung aller der so sehr verschiedenartig gestalteten Mundteile der Hexapoden auf 3 Gliedmaßenpaare: Mandibeln, Maxillen und Unterlippe.

Verhoeff (1904), ebenfalls von der Vorstellung ausgehend, daß die Mundwerkzeuge der Arthropoden umgewandelte Gehwerkzeuge seien, bezeichnet das 2. und 3. Kieferpaar als Maxillopoden und Labiopoden. Seiner Ansicht zufolge wäre der Stipes der Maxille (Mittelkiefer) homolog dem Hüftglied (Coxa) der Chilopoden, die beiden Laden (Lacinia und Galea) würden den inneren Coxomeriten entsprechen. Die Palpen (Telopoditen), aus 5 Gliedern zusammengesetzt, wären dem Trochanter, dem Praefemur, dem Femur, der Tibia und dem Tarsus gleichwertig.

Bezüglich der Unterlippe (Labialkomplex) würde, nach der gleichen Ansicht, das Mentum zum Homologon des Hüftgliedes, die Glossae und Paraglossae wären die Coxomeriten, während von den 3 Gliedern der Taster oder Palpen das erste dem Trochanter, das zweite dem Femur und das dritte der Tibia gleichzusetzen wäre (letzteres mit dem Tarsus verschmolzen).

Nach neuerlichem Erklärungsversuch von Göldi (1912, 2), der auf dem Ausbau der Theorie von Boas über den Spaltfuß basiert, kann die Homologie zwischen Mundwerkzeugen der Insekten und Spaltfußderivaten der Crustaceen bequem aus folgender tabellarischer Uebersicht erkannt werden (Fig. 1).

Crustaceen		Insekten	
		Maxille	Labial-Komplex (Unterlippe)
a) Protopodit I (Coxopodit)	←	→ Cardo	Submentum (aus zwei Stücken verschmolzen)
b) Protopodit II (Basipodit)	←	→ Stipes	Mentum (aus zwei Stücken verschmolzen)
c) Lacinia externa des Protopoditen II	←	→ Lacinia	Glossa
d) Lacinia interna des Protopoditen II	←	→ Galea	Paraglossa
e) Endopodit	←	→ Palpus maxillaris	Palpus labialis

Es ist wiederum der Endopodit, welcher nach Göldi an dem eigentlichen Schreitfuße den Trochanter, das Femur, die Tibia und den Tarsus, mit einem Wort das gesamte Bein, hervorgehen ließ. Dieser Auffassung, die eigentlich seit Huxleys bekannter Krebsmonographie in der Luft lag, hat auch erst jüngst noch R. Hertwig in der neuesten (10.) Auflage seines zoologischen Lehrbuches Ausdruck verliehen (1912, S. 393).

Der Exopodit (Ruderast der wasserbewohnenden Crustaceen, hydromotorisches Organ) ist nach Göldis Erklärungsversuch bei den Insekten völlig in Wegfall gekommen, nachdem er bereits innerhalb der Crustaceen-Reihe die Tendenz zum Verschwinden deutlich erkennen läßt. Der Epipodit der Crustaceen, welcher auf der Außenseite des Coxopoditen (Protopodit I) inseriert ist und als Kiemenlamelle funktioniert, war das in erster Linie bei land-

bewohnenden Crustaceen und Insekten zum Schwunde gelangende Spaltfußderivat.

Nach einem älteren, bisher allgemein üblichen Schema der Homologisierung, wie es unter anderen z. B. von HENNEGUY (1904) und HOULBERT (1910) noch in neueren Lehr- und Handbüchern gehandhabt wird, würden die Laciniae und die Glossae dem Endopoditglied I, die Galeae und Paraglossae dem Endopoditglied II entsprechen, während die Palpi (maxillares und labiales) aus dem Exopodit entstanden sein sollten.

Schema der Homologie der Insekten-Mundteile mit Spaltfuß-Derivaten:

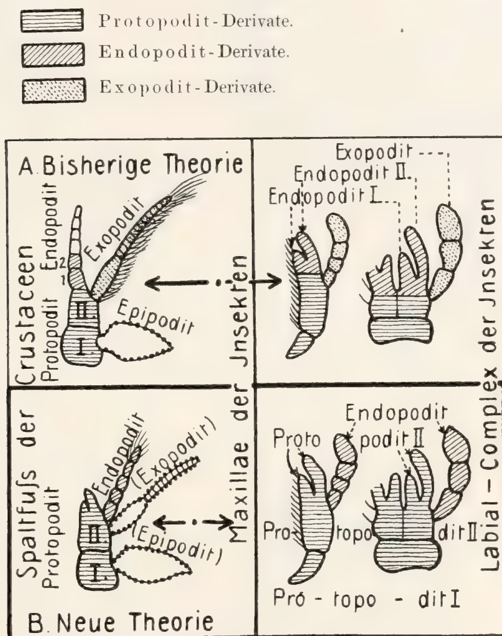


Fig. 1. Schema von Prof. GÖLDI.

Hier können wir nur die Hauptformen der Mundbewaffnung berücksichtigen. Zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung eignen sich am besten die Mundteile der Blatta (Orthoptere), weil sich hier die Zusammensetzung der Unterlippe aus 2 seitlichen Gliedmaßen sehr schön nachweisen läßt. Der gesamte Apparat besteht aus folgenden Teilen (Fig. 2—5):

1. Die Oberlippe (Labrum), ein unpaares Stück, welches die Mundöffnung von vorn und oben bedeckt und nichts mit Glied-

maßen zu tun hat. Durch ein Verbindungsstück (Epistom, Clypeus) an der Stirn befestigt, stellt sich das Labrum als eine Verlängerung des Kopfes dar, welche durch ein queres Charniergelenk mit der Vorderwand der derben Kopfkapsel artikuliert. Die Oberlippe zeigt eine ziemlich ausgiebige ventro-dorsale Beweglichkeit. An ihrer Unterfläche findet sich eine seichte, von 2 Reihen steifer Borsten begrenzte Grube.

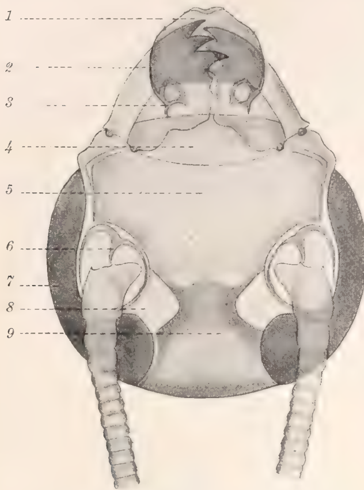


Fig. 2. **Blatta americana** (Ceylon). Der Kopf von oben. Vergr. 9 : 1. *1* Labrum, *2* Mandibula, *3* Arcus labri, *4* Clypeus, *5* Frons, *6* Stiel des Fühlergelenkes, *7* Auge, *8* Fenestra (modifizierter Ocellus), *9* Vertex. Vergr. $8^1/_2$: 1.

Erstes Maxilliped-Paar:

2. Die Mandibeln (Oberkiefer) bestehen jederseits aus einer kräftigen, aber ungegliederten Kauplatte mit gezahntem asymmetrischem Kaurande. Palpen tragen sie nicht. (Im Mangel eines Mandibularastes beruht ein erster Unterschied des Insekten-Mundapparates gegenüber demjenigen der Crustaceen.) Bei unserem Insekt hat jede Mandibel zwei besondere Gelenke, ein dorsales und ein ventrales. — Trotzdem die Mandibeln anscheinend keine Gliederung aufweisen, so liegen doch mehrfache Anzeichen vor, daß sie ursprünglich auch gegliedert waren und daß dieselbe Dreiteilung vorlag, wie bei den beiden folgenden Maxilliped-Paaren. Solche Anzeichen finden sich bei Blatta javanica sowohl, als bei Apterygoten (Thysanuren), Ephemeriden und verschiedenen Coleopteren (Copris).

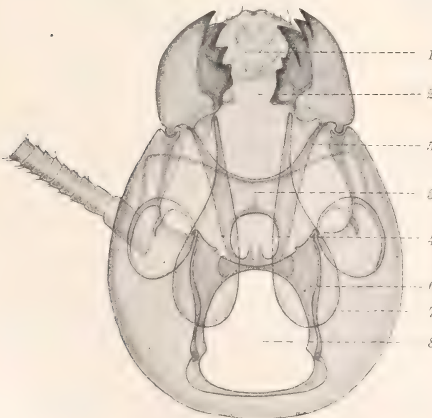


Fig. 3. **Blatta americana.** Kopf von unten. (Kalilaugepräparat). Vergr. 9 : 1. *1* Labrum, *2* Grube an der Ventralseite des Labrum, *3* Tentorium, *4* Apertura tentorii, *5* vordere Pfeiler des Tentorium, *6* Trabeculae occipitales, *7* Insertionsplatte des Musc. adductor mandibulae, *8* Foramen occipitale.

Zweites Maxilliped-Paar:

3. Die Maxillen sind mehrgliedrige, bewegliche Gebilde, welche jederseits in der Incisura gnathalis eingefügt sind. Jede Maxille besteht aus: a) einem doppelten Gelenkstück (Cardo, Angel und Subcardo) am Hinterrand der Incisura befestigt; b) einem Basalstück (Stipes, Stamm); c) dem fünfgliedrigen Taster (Palpus maxillaris), welcher auf dem äußeren Teil des Stipes gelenkig angesetzt



Fig. 4. **Blatta americana.** Maxillen und Unterlippe. Vergr. 9 : 1. *1* Cardo, *2* Stipes, *3* Lacinia, *4* Galea, *5* Arcus galeae, *6* Palpus maxillaris, *7* Basilarplatte, *8* Submentum, *9* Mentum, *10* Glossa, *11* Paraglossa, *12* Palpus labialis.

ist; d) und e) zwei Endstücken, den inneren und äußeren Laden, Lacinia und Galea. Die mit zwei scharfen Zähnen endigende Lacinia trägt am Innenrande eine Reihe steifer Borsten. Die mehr dorsalwärts und etwas nach außen gelegene, rinnenförmig ausgehöhlte Galea ist dazu bestimmt, die Lacinia zu bedecken.

Drittes Maxilliped-Paar:

4. Die Unterlippe (Labium), besteht aus: a) einem Basalstück (Submentum), klein, dem Praebasilare aufliegend, den vereinigten Cardo entsprechend; b) einer großen, viereckig länglichen Platte (Mentum). — Dieses Stück, welches dem Stipes der Maxille entspricht, ist in seiner vorderen Hälfte aus zwei getrennten Platten gebildet[1]); c) zwei dreigliedrigen, am Rande des Mentum artikulierten Tastern (Palpi labiales); d) und e) zwei paarigen, am Vorder-

1) Eine aus zwei, zum Teil getrennten Hälften, gebildete Unterlippe ist auch bei Apterygoten deutlich zu erkennen.

rande des Mentum artikulierten, den Lacinia und Galea entsprechenden Laden: Glossae und Paraglossae (Fig. 4).

Fein und zart gebaut, tragen Maxillen und Unterlippe zahlreiche Tasthaare. Ihre Hauptrolle besteht darin, die Nährstoffe zu betasten und in den Schlundeingang zu bringen. Außerdem sind die Maxillen mit ihren steifen Borsten ein Reinigungswerkzeug für die Antennen, Beine etc. Die in Gefangenschaft gehaltene Blatta ist während des ganzen Tages vorzugsweise damit beschäftigt, ihre langen Fühler zwischen den Maxillen hin und her zu ziehen.

Die Zunge (Lingua, unpassend Hypopharynx genannt), stellt ein fleischiges, birnförmiges Organ dar, welches auf der Dorsalseite des Mentum befestigt, vorn bis an den Mundrand hervorragt. Hinter der Zunge, zwischen 2 Chitinstücken eingefaßt, zeigt sich ein länglicher Spalt, der Eingang des Pharynx. Beiderseits sind Geschmacksorgane gruppenweise vereinigt (Fig. 5).

Die zwischen Ober- und Unterlippe gelegene Oeffnung wird gewöhnlich Mund genannt. Jedoch gibt es bei Blatta und anderen kauenden Insekten keine hinten offene Mundhöhle, indem der unter dem Labrum befindliche Raum hinten durch eine Membran geschlossen ist. Jener Raum (Sinus labro-pharyngeus) ist dazu bestimmt, das Spiel der Mandibeln zu ermöglichen. Die scherenartig sich kreuzenden Mandibeln werden in Verschlußstellung von dem Sinus umschlossen. Abgetrennte Bissen können in die Tiefe des Sinus gepreßt und daselbst gekaut werden. So ist die Schlundöffnung nicht wie beim Wirbeltier in der Fortsetzung der Mundhöhle, sondern weiter nach vorn an der Zungenbasis untergebracht. Unter der Zunge findet sich eine kleinere Falte (Sinus sublingualis), in welcher der gemeinschaftliche Speichelgang ausmündet (Fig. 30 B).

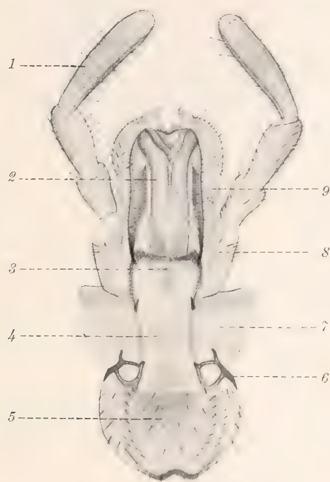


Fig. 5. **Blatta americana.** Unterlippe mit der Lingua (Hypopharynx). Dorsalseite. Vergr. 9 : 1. *1* Palpus, *2* Lingua, *3* Eingang des Pharynx (Geschmacksorgane beiderseits), *4* Verbindungshaut zwischen Labrum und Lingua (Grund des Sinus labropharyngeus), *5* Labrum (zurückgeworfen), die Ventralseite zeigend, *6* Arcus labri, *7* Clypeus (zurückgeworfen), *8* Mentum, *9* vordere Platten des Mentum.

Der für die Hymenopteren und Dipteren wichtige Epipharynx fehlt bei den kauenden Insekten gänzlich.

Termiten. Die Mundteile sind denen der Blatta vollkommen gleich. Auch hier gibt es eine birnförmige bis an den Rand der Oberlippe hervorragende Zunge und zwischen Labrum und Schlund einen

Sinus labropharyngeus. Die Zähne der Mandibeln sind stets asymmetrisch.

Aeschna (Libelle). Der weite Mund (er ist dazu bestimmt, andere Insekten im Fluge zu erwischen) ist oben von einem beweglichen Labrum, unten von einer seltsam modifizierten Unterlippe begrenzt. Die Labialtaster sind beiderseits in breite Platten umgestaltet, während die beiden miteinander verwachsenen Glossen das große Mittelstück bilden. Die Mandibeln sind mit spitzen Zähnen bewaffnet. Die Maxillen tragen keine Palpen. Die Zunge ist derjenigen der Orthopteren ziemlich gleich. Bei den Libellenlarven ist die Unterlippe außerordentlich entwickelt. Das von einer sehr beweglichen Basilarplatte getragene Mentum endigt mit 2 großen gezähnten Zangen (modifizierte Taster). Das ganze Organ kann als Fangapparat weit nach vorn gestreckt werden; in der Ruhe bildet die zurückgezogene Unterlippe einen ausgehöhlten Löffel (Maske von Réaumur), welcher den Kopf von unten umfaßt und beschützt. — Bei Phryganiden (Anabolia), bilden die verwachsenen Glossae und Paraglossae eine dicke, fleischige Zunge (Haustellum), welche an der Dorsalseite von feinen parallelen Rinnen durchsetzt ist. Die Lippentaster sind 3-gliedrig, die Maxillen kurz, mit gut entwickelten 5-gliedrigen Tastern. Die Mandibeln sind verkümmert. Dagegen hat nicht nur die Larve, sondern auch die Nymphe kräftige Maxillen.

Coleoptera (Creophilus aus der Fam. Staphylinidae) (Fig. 6). Das Labrum ist unter den Clypeus zurückgedrängt und mit demselben beinahe verwachsen. Die gnathale Ausrandung ist seicht, die Basilarplatte weit nach vorn gerückt, verwachsen, unbeweglich. Vor derselben zeigt sich ein schmales Praebasilare. Die fast symmetrischen Mandibeln tragen auf dem Innenrand, hinter den Zähnen, eine aus Haarbüscheln gebildete Bürste. Die Maxillen haben, statt der gewöhnlichen Lacinia und Galea, 2 aus vielen Haaren gebildete Bürsten, welche dazu bestimmt sind, den Sinus labropharyngeus auszufegen und die Nahrungsteile in die Schlundöffnung zu bringen. Die Maxillentaster sind 4-gliedrig. Die Zunge (Hypopharynx) fehlt. Glossae und Paraglossae sind ebenfalls abwesend. Die 3-gliedrigen Lippentaster sind an Stelle derselben am Vorderrand des Mentum eingefügt.

Das Mentum ist auf seiner Dorsalfläche rinnenförmig ausgehöhlt, ein Atrium bildend, welches direkt in die Pharynxöffnung führt. Beiderseits findet sich eine etwas bewegliche Leiste, welche mit einer Bürste und einem zierlichen Kamm ausgestattet ist. Der Kamm, welcher sich gegen das Labrum aufrichten kann, spielt wahrscheinlich die Rolle eines Filters. Jene von älteren Autoren Paraglossae genannten Leisten, welche aber den Nebenzungen der Orthopteren nicht entsprechen, könnten als paralabiale Organe bezeichnet werden. Die Oberlippe ist von einem beweglichen Chitinbogen getragen, welcher ihre Bewegungen mit denjenigen des Pharynx verbindet. An deren Unterfläche findet sich eine Grube, welche über die Oeffnung des Pharynx zu liegen kommt und mit zierlichen, in konzentrischen Reihen gestellten Haaren besetzt ist.

Bei den Coleoptera Adephaga: Cicindeliden, Carabiden, Dytisciden, ist die aus 2 Gliedern gebildete Galea als „innerer Palpus“ beschrieben worden, daher jene Käferfamilien von einigen Autoren als Hexapalpi bezeichnet werden.

Die Larven der Käfer (Fig. 7) haben in der Regel kauende, aber in mancher Beziehung noch rudimentäre Mundteile. Das Labrum ist ohne Zwischenstück der Stirn direkt angeheftet. Die Mandibeln sind manchmal

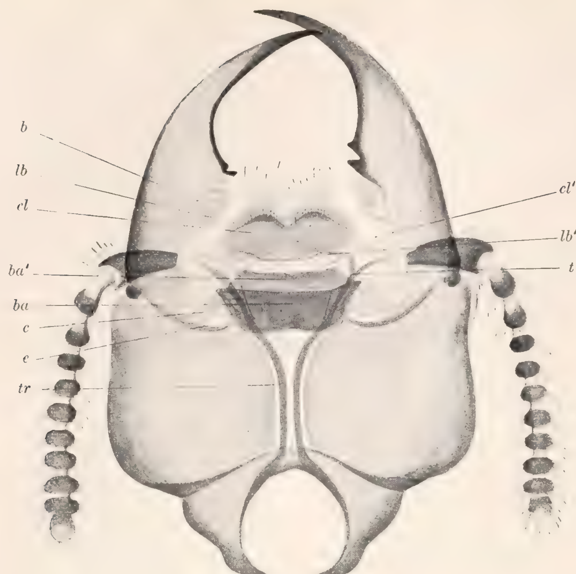


Fig. 6 A.

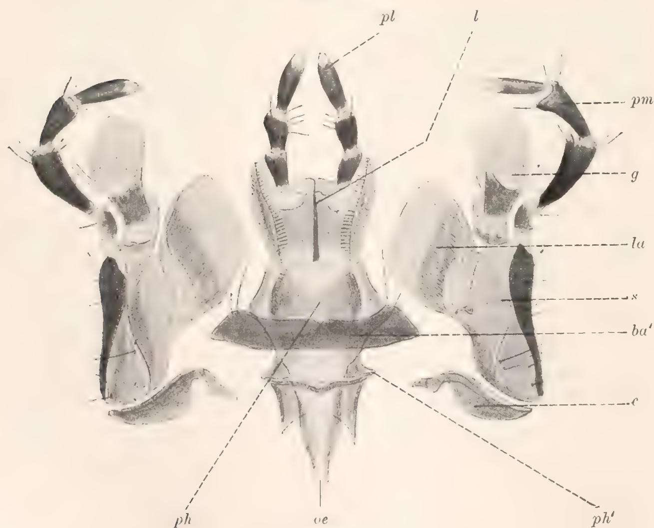


Fig. 6 B.

Fig. 6. **Creophilus villipennis** ♂ (Ceylon).

A Kopf von unten, nach Entfernung der Unterlippe und der Maxillen. Vergr. 16 : 1. *b* Bürste der Mandibel, *c* Cardo, *cl*, *cl'* Clypeus, *e* Incisura gnathalis, *lb* Labrum, *lb'* Arcus labri, *ba* Basilare, *ba'* Praebasilare, *t* Tentorium, *tr* Trabeculae occipitales.

B Maxillen und Unterlippe. Ventralseite. Vergr. 21 : 1. *c* Cardo, *g* Galea, *m* Mentum, beiderseits mit den paralabialen Organen, *la* Lacinia, *ba'* Praebasilare, *oe* Oesophagus, *ph* Pharynx, *ph'* Arcus pharyngis, *pl* Palpus labialis, *pm* Palpus maxillaris.

C Unterlippe (Dorsalseite) mit dem zurückgeschlagenen Labrum. Vergr. 20 : 1. *a* Atrium pharyngis (Dorsalseite des Mentum), *lb* Labrum, *lb'* Arcus labri, *o* Eingang des Pharynx, *p* Pecten (paralabiales Organ), *pl* Palpus labialis, *ph* Pharynx, *x* Verbindungshaut zwischen Labrum und Pharynx (Grund des Sinus labropharyngeus).

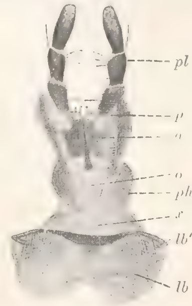


Fig. 6 C.

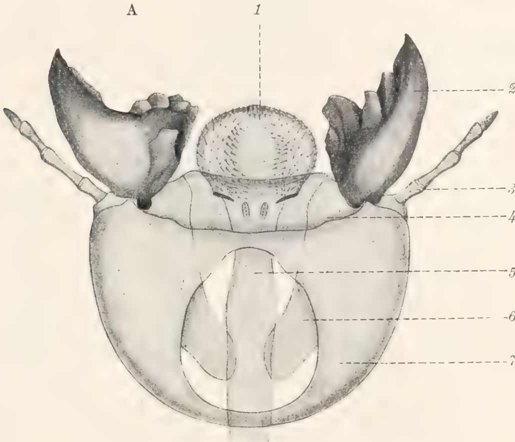
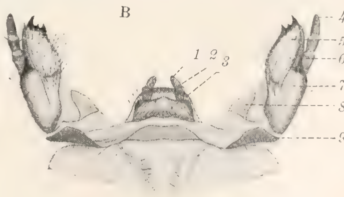


Fig. 7. Larve von **Oryctes rhinoceros** (Ceylon).

A Die Mundteile von unten nach Entfernung der Unterlippe und der Maxillen. Vergr. $4^1/_2$: 1. *1* Labrum, *2* Mandibula, *3* Fühler, *4* Clypeus, *5* Oesophagus, *6* Insertionsplatte für den M. adductor mandibulae. *7* Foramen occipitale.



B Unterlippe und Maxillen derselben Larve. Vergr. $4^1/_2$: 1. *1* Lippentaster, *2* Basilare? *3* Mentum, *4* Maxillentaster, *5* Lacinia, *6* Galea, *7* Stipes, *8* Deckplatte des Adductor maxillae, *9* Cardo.

(z. B. bei den holzfressenden Larven) sehr dick und kräftig. Die Maxillartaster sind kurz, die Teile der Maxille (Stipes, Lacinia und Galea) kaum voneinander gesondert. Die kurze, wenig bewegliche Unterlippe trägt meist zwei rudimentäre, 2-gliedrige Taster.

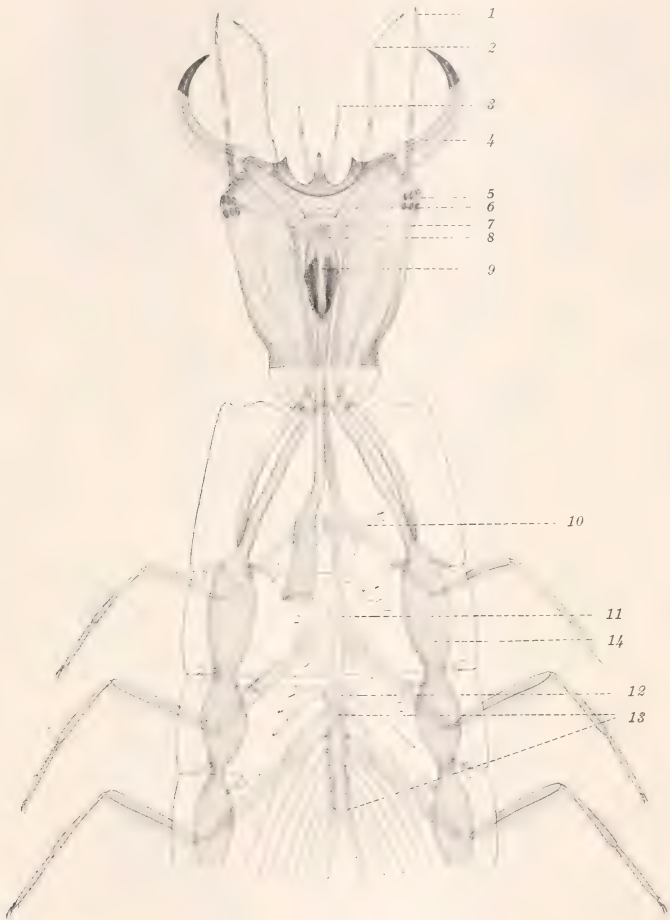


Fig. 8. Larve von **Cybister limbatus** (Ceylon). *1* Fühler, *2* Maxillartaster, *3* Labialtaster, *4* längs durchbohrte Mandibula, *5* Ocelli, *6* Pharynx, *7* Lobus antennarius, *8* Lobus opticus des Gehirns, *9* Oesophagus, in einen Saugapparat umgewandelt, *10* Pro-, *11* Meso-, *12* Metathoracal-, *13* Abdominalganglien, *14* Erweiterungen der Tracheenlängsstämme.

Die im Wasser lebenden Larven von Dytiscus und Cybister sind durch eine sehr eigentümliche Mundbildung ausgezeichnet (Fig. 8). Die langen, sichelförmig gebogenen Mandibeln sind von einem Kanal durchbohrt, durch welchen das Blut des Opfers direkt aufgesaugt wird. Da eine Mundöffnung überhaupt fehlt, so haben sich Maxillen und Unterlippe zurückgebildet. Fühler und Taster sind dagegen sehr lang. Das Saugen wird durch einen sehr muskulösen, speziell zu diesem Zweck eingerichteten Oesophagus ausgeführt. — Aehnlich gebildete Mandibeln finden sich bei Neuropterenlarven (Myrmileon, Ascalaphus, Chrysopa, etc.) mit dem Unterschied, daß der Saugkanal nicht von der Mandibula allein, sondern auch von der Maxilla gebildet wird.

Lepidoptera (Fig. 9—10). Zum Verständnis der Mundteile der Schmetterlinge gelangen wir am besten durch die Betrachtung eines

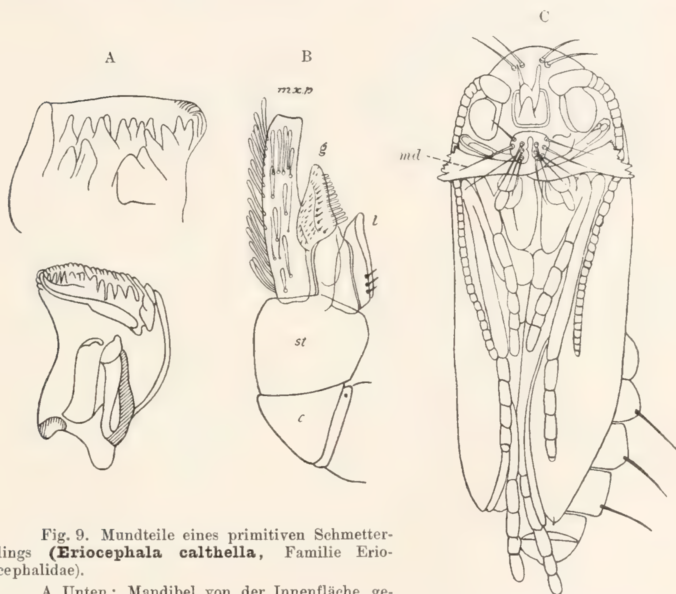


Fig. 9. Mundteile eines primitiven Schmetterlings (**Eriocephala calthella**, Familie Eriocephalidae).

A Unten: Mandibel von der Innenfläche gesehen. Oben: Die Mandibularschneide vergrößert.

B Maxille: *c* Cardo (Angel), *st* Stipes (Stamm), *g* Galea, *l* Lacinia, *mxp* Maxillarpalpus. (Nach A. WALTHER.)

C Beißende Mundteile bei der Puppe eines primitiven Schmetterlings (**Micropteryx purpuriella**, Familie Micropterygidae). Die Puppe ist mit mächtigen, sägeberandeten Mandibeln (*md*) ausgestattet. (Nach PACKARD).

Gliedes der merkwürdig primitive Verhältnisse darbietenden kleinen Schmetterlingsgruppe der Micropteryginen (aus der altertümlichen Abteilung der Jugatae): Eriocephala calthella. Hier finden wir noch die typischen Teile: 1) große bezahnte Mandibeln, 2) Maxillen mit getrennten

Basalteilen, mit 5-gliedrigem Palpus und zwei getrennten Kauladen, und 3) eine Unterlippe, deren Basalstücke zwar miteinander zu einem gemeinsamen Stück verschmolzen sind, aber noch deutlich gesonderte Palpen (3-gliedrig) und Kauladen tragen. Das Tier, welches keinen Rüssel besitzt, nährt sich von Pollen. Nicht minder konservativ verhalten sich die Mundteile bei der nahe verwandten typischen Micropteryx, deren trichopteren-ähnliche Puppe mit enormen, stark bezahnten Mandibeln ausgestattet ist, welche indessen im Imaginalstadium nicht mehr auftreten. Abgesehen von den Mikropteryginen und Tineïnen verlieren bei den übrigen Mikrolepidopteren die Mandibeln ihre Zähne und werden rudimentär. An den Maxillen findet sich nur eine Lade. Indem die Laden beider Maxillen sich aneinander legen, bilden sie schon einen leicht rollbaren Rüssel.

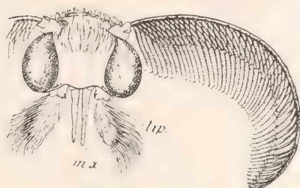


Fig. 10.

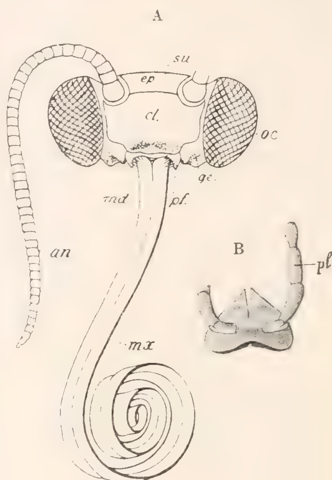


Fig. 11.

Fig. 10. Kopf und Mundteile eines primitiv organisierten Schmetterlings (**Notolophus leucostigma,** Bürstenraupenspinner) in Vorderansicht. Stark vergrößert. *lip* Lippentaster, *mx* Maxille. Man beachte, daß die beiden Maxillen nicht zu einem Saugrüssel verschmolzen, sondern getrennt geblieben sind. Nach V. L. Kellogg.

Fig. 11. A Kopf und Mundteile eines höheren Schmetterlings (**Sphingide**, Schwärmer) nach Entfernung der Schuppen, in Vorderansicht. Stark vergrößert. Die Palpen sind weggelassen auf dieser Ansicht. *an* Antenne, *cl* Clypeus, *ep* Epicranium, *ge* Gena, *md* Mandibel, *mx* Saugrüssel, aus den verschmolzenen Maxillen gebildet, *oc* Auge, *pf* sogenanntes „Pilifer" des Labrums, *su* Sutur. Nach V. L. Kellogg umgeändert und ergänzt. B Unterlippe isoliert.

Bei den Makrolepidopteren sind die Mandibeln ganz verschwunden; dagegen ist der aus den beiden Laden der Maxillen gebildete Saugrüssel sehr stark entwickelt und einrollbar. (Der Rüssel kann bei gewissen Sphingiden ein Länge von 20 cm erreichen.) Kiefer und Lippentaster bleiben fast immer erhalten, erstere meist in sehr reduziertem Zustande (eingliedrig bei den Schwärmern und meisten Tagfaltern). Bei einigen Tagfaltern sind indessen die Maxillartaster ganz verschwunden.

Bei einigen Arten (Zeuzera aesculi) bilden die Maxillarladen keinen Rüssel, sondern hängen frei aus dem Munde hervor. Bei anderen (Cossus, Hepialus) sind die Maxillen vollkommen abwesend. Manche Schmetterlinge nehmen als Imago keine Nahrung zu sich.

Bei den Raupen (Fig. 12) haben die Mundteile einen kauenden, von dem der Imago sehr abweichenden Typus. Die Gattung Micropteryx mit ihren vorhin geschilderten, gezahnten Mandibeln im Puppenzustand, stellt einen interessanten Uebergang dar.

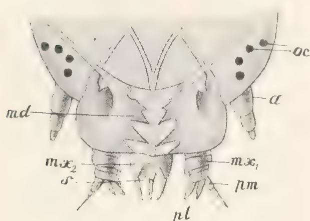


Fig. 12.

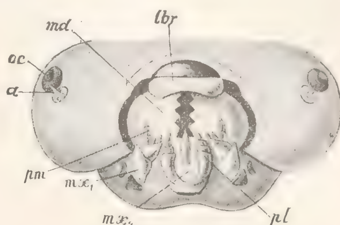


Fig. 13.

Fig. 12. Mundteile einer Makrolepidopterenraupe **(Ocneria).** *a* Antenne, *md* Mandibula, mx_1 Maxilla, mx_2 Labium, *o* Ocellen, *pl* Palpus labialis, *pm* Palpus maxillaris, *s* die beiden (verschmolzenen) Glossae.

Fig. 13. Mundteile einer Blattwespenlarve **(Tenthredo).** *a* Antenne, *lbr* Labrum, *md* Mandibel, mx_1 Maxille, mx_2 zweite Maxille = Unterlippe, *pl* Palpus labialis, *pm* Palpus maxillaris.

Hymenoptera. Eine analoge Reihe wie bei den Lepidopteren läßt sich bei den Hymenopteren nachweisen. Am Ausgangspunkt der Reihe stehen die Blattwespen (Tenthredinidae), deren Mundteile eine große Uebereinstimmung mit denen der Eriocephala zeigen. Außer den auch bei den übrigen Hymenopteren beißfähigen Mandibeln finden wir Maxillen, an denen Basalteile, 6-gliedrige Palpen und zwei Maxillarladen deutlich gesondert sind. An der Unterlippe sind die Basalteile verschmolzen, die beiden Taster (4-gliedrig) gut erhalten, die äußeren Kauladen (Paraglossae) gesondert, die beiden innern (Glossae) häufig zu einem Röhrchen verschmolzen. Während die Mandibeln sich als beißfähig erhalten, werden bei den höheren Hymenopteren (Bienen, Fig. 14) die Maxillen mit Unterlippe zu saugenden und leckenden Mundteilen. An den Maxillen verkümmert der Taster, die Basalteile strecken sich, die Kauladen verwachsen jederseits zu einem langgestreckten Stück. Auch an der Unterlippe verlängert sich der Basalteil, der Taster bleibt wohlentwickelt, schlank, 4-gliedrig, die innern Laden (Glossae) bilden zusammen den langgestreckten, unten rinnenförmig ausgehöhlten Rüssel (Zunge), die äußeren Laden (Paraglossae) einen Seitenanhang derselben. Außer der zum Saugen des Honigs eingerichteten Zunge und Zungenscheide findet sich an der Dorsalseite ein spaltförmiger Mund, welcher für die Aufnahme der Pollenkörner speziell bestimmt ist. Eine unter dem Labrum befindliche Falte (Epipharynx) kann sich auf diesen Mund herablegen und die Oeffnung verschließen. Dadurch ist die Biene imstande, wenn sie saugen will, in der Rüsselscheide ein Vakuum herzustellen.

Eine besondere Eigentümlichkeit der Bienen, Hummeln, Xylocopen usw. besteht darin, daß die Mandibeln nicht für die Zerkleinerung der Nährstoffe gebraucht werden, sondern eine ausschließlich industrielle Bedeutung (Bearbeitung des Wachses, Abnagen des Holzes) erworben

haben. Daher existiert ein Sinus labro-pharyngeus überhaupt nicht. Die Mandibeln schließen sich außerhalb des Labrum, ohne unter dasselbe zu gelangen.

Eine zweite Einrichtung besteht darin, daß der maxillo-labiale Apparat sich auf sich selbst zusammenklappt und in eine an der Ventralseite des Kopfes befindliche Ausrandung zusammengezogen wird. Außerdem sind die Cardines und das Submentum (fulcrum) derart umgebildet, daß der ganze Apparat nach Belieben sich vor- oder rückwärts bewegen kann.

Ist der Apparat zusammengeklappt, so sind die zarten Teile (Zunge und Lippentaster) durch die breiten Maxillarladen vollkommen bedeckt und geschützt.

Bei den Wespen und Ameisen findet man statt eines verlängerten Rüssels eine kurze, fleischige, zum Lecken umgebildete Zunge. Unter dem Mundkanal findet sich eine Grube (cavité de moulage, Janet 1899), welcher bei der inneren Oekonomie und der Ernährung der Larven eine wichtige Funktion zukommt.

Die Larven der Blatt- und Holzwespen haben kauende, denjenigen der Raupen ähnliche Mundteile (Fig. 13). Bei den übrigen

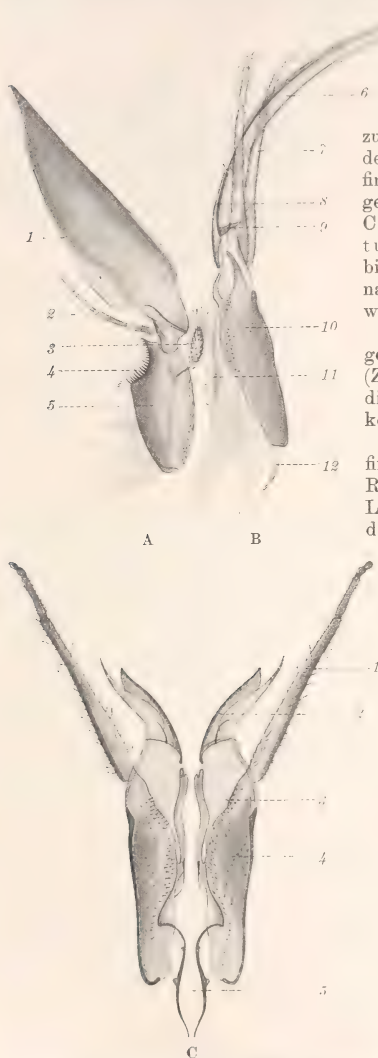


Fig. 14. **Xylocopa violacea.** A Eine Maxille (flach gelegt, der obere Rand nach rechts), B die Unterlippe von der Seite. Vergr. 11:1. *1* Vorderstück (lacinia?) der Maxille, *2* Palpus maxillaris, *3* eine der Xylocopa eigene Lade (Galea?), *4* Kamm des Stipes, *5* Stipes, *6* Zunge (verwachsene Glossae), *7* Palpus labialis, *8* Paraglossa, *9* Hebel der Zunge, *10* das mit der Ligula verwachsene und rinnenförmig gehaltene Mentum, *11* Mundspalte zur Aufnahme des Pollens, *12* Submentum seu fulcrum. C Die Unterlippe gespalten und flach gelegt, nach Entfernung der Zunge. Dorsalseite. Vergr. 11:1. *1* Palpus labialis, *2* Paraglossa, *3* Stützpfeiler der Zunge, *4* das mit der Ligula verwachsene Mentum, *5* Mundspalte.

Hymenopteren sind die Mundteile der Larve meistens auf zwei kleine hakenförmige Mandibeln reduziert.

Diptera. Die Mundteile der Dipteren sind bald zum Stechen und Saugen, bald zum Lecken und Saugen eingerichtet. Die erste Anordnung findet sich bei den Culiciden, Tabaniden, die zweite bei Syrphiden, Musciden etc.

Der mehr oder weniger verlängerte Rüssel wird: 1° von der rinnenförmig ausgehöhlten Unterlippe, 2° von zwei länglichen Stücken (Labro-epipharynx und Hypopharynx) gebildet. Der Labro-epipharynx besteht aus zwei miteinander verwachsenen, länglichen Platten, dem Labrum, welches mit dem Clypeus oder (bei Syrphiden, Musciden etc.) mit dem Fulcrum artikuliert und dem Epipharynx, welcher einen Fortsatz der oberen Pharynxwand darstellt. Durch Maceration in Kalilauge können beide Teile voneinander getrennt werden. An der Unterseite des Labro-epipharynx befindet sich eine Rinne, welche durch Anlagerung des Hypopharynx in einen geschlossenen Kanal umgewandelt, als Saugröhre gebraucht wird.

Der Hypopharynx (auch Lingua genannt), eine Fortsetzung der unteren Wand des Schlundes, enthält in seinem Innern den (an dieser Stelle) unpaaren Speichelgang. Eine etwas vor der Spitze des Hypopharynx an der Dorsalseite angebrachte Oeffnung dient als Austrittsstelle für den Speichel. Zwischen Epi- und Hypopharynx findet sich der Eingang des Schlundes.

Die anderen Teile (Mandibeln und Maxillen), wenn überhaupt vorhanden, säbel- oder borstenförmig, sind in der Aushöhlung der Unterlippe verborgen. Die Maxillartaster (1—5-gliedrig), mit Fühlborsten besetzt), ragen allein beiderseits hervor.

Die an der Spitze des Labium gelenkig inserierten Lappen (Labellae) werden bald als modifizierte Lippentaster, bald (wohl mit mehr Recht) als Paraglossen betrachtet.

Die stechenden Dipteren (Culex, Tabanus) sind dadurch ausgezeichnet, daß die Mundteile beim ♀ wohlausgebildet sind, beim ♂ zum Teil verkümmert. Es sind nämlich die Mandibeln, welche beim ♂ vollkommen atrophieren. Dies erklärt sich dadurch, daß das ♂ wenig Nahrung bedarf, während das ♀, um seinen Eiervorrat zu entwickeln, seinen Magen zuerst mit Blut füllen muß. [Die ♂ Mücken stechen überhaupt nicht oder wenig.] Die als Saugpumpe wirkende Erweiterung des Oesophagus wird bloß beim ♀ beobachtet (vgl. Kap. VII).

Am Rüssel eines ♀ Culex oder Anopheles sind, außer der rinnenförmig ausgehöhlten Unterlippe, 6 ungefähr gleich lange Borsten (Stilette) zu unterscheiden, nämlich:

ein oberes unpaares Stilett, der Labro-epipharynx,
ein unteres unpaares, der Hypopharynx,
die paarigen, seitlich gestellten Mandibeln und Maxillen (Fig. 15).

Von diesen 6 Stücken sind die Mandibeln am wenigsten entwickelt. Die Maxillen, durch einen kurzen Stipes getragen, sind daran zu erkennen, daß an ihrer Basis die Taster angeheftet sind. Letztere, meistens 5-gliedrig, sind beim ♂ Culex länger als beim ♀. Bei Anopheles sind die Maxillartaster des ♂ und ♀ gleich lang, die Endglieder beim ♂ dicker.

Ein Fulcrum ist nicht vorhanden. Die verlängerte Unterlippe (Mentum + Ligula) ist am unteren Kopfrand derart angebracht, daß sie, wenn die Mücke ihre Borsten in die Haut einbohrt, nach rückwärts knieartig umbiegt. Elastisch und federnd dient sie hauptsächlich zur Führung der steifen, an ihrer Vorderseite gleitenden, eigentlich stechenden Gebilde. Die relativ kleinen Labellen sind mit Tasthaaren besetzt und dienen so dem Zwecke, zum Stechen eine günstige Stelle aufzufinden.

Die Mundteile der Bremsen, wenn auch merklich plumper und kürzer, sind denen der Mücken ziemlich gleich gebaut. Die Maxillarpalpen sind 2-gliedrig.

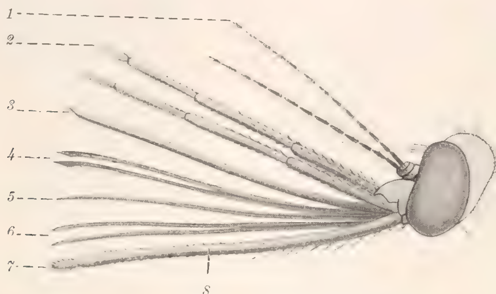


Fig. 15. Mundteile eines weiblichen **Anopheles.** *1* Fühler, *2* Maxillartaster, *3* Labro-epipharynx, *4* Mandibeln, *5* Hypopharynx, *6* Maxillen, *7* Labellen (Paraglossen), *8* Unterlippe. Nach Manson.

Bei den „leckenden“ Fliegen (Eristalis, Volucella, Musca, Calliphora etc.) ist die Unterlippe besonders dick und fleischig, an ihrer Spitze mit großen Labellen behaftet. An seiner Basis ist dieser Rüssel von einem besonderen Chitinstück (Fulcrum, Stütze) getragen, welches in seinem Innern den Pharynx beherbergt (Fig. 16).

Außerdem ist die Unterlippe durch eine elastische Membran gehalten, welche, am vorderen Kopfrand befestigt, die Basis des Rüssels scheidenartig umfaßt. Indem das Fulcrum mittels seines oberen Fortsatzes dem Clypeus gelenkig angehängt ist, führt dasselbe eine Pendelbewegung aus, wodurch der Rüssel vorwärts und rückwärts mitbewegt wird [1]). In der Ruhestellung wird die auf das Fulcrum flektierte Unterlippe in die Kopfausrandung beinahe zusammengezogen.

1) Das Fulcrum, ein ziemlich rätselhaftes Organ, kann wohl am besten als eine beweglich gewordene Partie des Tentorium angesehen werden. Der Dilatator pharyngis, welcher sich bei den meisten Insekten an der unteren Fläche des Clypeus ansetzt, ist bei den Syrphiden, Musciden etc. an der oberen Wand des Fulcrum angeheftet. Der als Saugapparat dienende Pharynx ist dagegen der unteren Wand genähert. — Mit dem Fulcrum (Submentum) der Bienen und Wanzen hat das Fulcrum der Dipteren nichts gemein.

Mandibeln fehlen gänzlich. Die Maxillen sind bald vorhanden, dünn und spitzig (Bombylius, Eristalis, Volucella), bald vollkommen abwesend (Musca, Calliphora). Im letzteren Fall sind die (1-gliedrigen) Maxillartaster oberhalb der Rüsselbasis auf einem häutigen Teil inseriert. — Durch die wohlentwickelten Labro-epipharynx und Hypopharynx wird, wie gewöhnlich, ein Saugkanal gebildet. Bei den Syr-

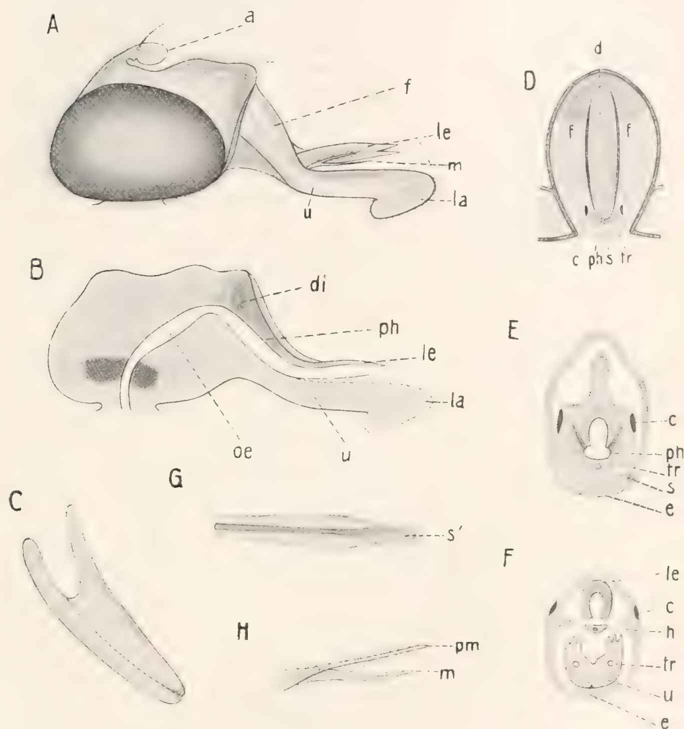


Fig. 16. **Eristalis horticola** (Syrphide).

A Seitenansicht des Kopfes. Die Exkursionen des Rüssels sind durch punktierte Linien angedeutet. — B Längsschnitt des Kopfes (Rüssel in Extension). — C Fulcrum, isoliert dargestellt. — D Querschnitt des Vorderkopfes. — E Querschnitt der Rüsselbasis. — F Querschnitt des Rüssels. — G Hypopharynx von oben. — H Maxille mit Maxillartaster. (Nach Dimmock 1881.)

a Antenne, *c* Cardo, *di* Dilatator pharyngis, *e* elastische Membran, *h* Hypopharynx, *la* Labelle, *le* Labro-epipharynx, *m* Maxille, *oe* Oesophagus, *ph* Pharynx, *pm* Palpus maxillaris, *s* Speichelgang, *s'* Oeffnung desselben, *tr* Trachee, *u* Unterlippe.

phiden endigt der gleichbreite Labro-epipharynx mit 6 Spitzen, welche speziell dazu dienlich sind, Pollenkörner aufzunehmen (Fig. 51 A). —

Die zum Lecken eingerichteten Labellen (Fig. 17) stellen zwei fleischige Lippen dar, welche bald aneinander gelagert, bald durch Muskelwirkung ausgespreizt gehalten werden. Besonders zierlich ist das Kanalsystem der Labellen, welches beiderseits einen Hauptast und ca. 30 Queräste aufweist. Diese als Pseudotracheen bekannten Kanäle sind dadurch ausgezeichnet, daß sie, statt ein geschlossenes System zu bilden, mit freien Spalten nach außen münden. Dadurch sind sie befähigt, Flüssigkeit aufzunehmen. Eine Fliege z. B., welche Zucker lecken will, breitet ihre beiden, durch Blutandrang gequollenen Labellen an die Oberfläche aus, die gewählte Stelle mit Speichel benetzend. Etwas Zucker wird gelöst. Die Flüssigkeit, durch Kapillarität eindringend, füllt die Pseudotracheen aus. Von den Hauptkanälen, welche am Ende der Labiumrinne zusammenlaufen, wird dieselbe in den Saugkanal vom Pharynx aufgepumpt.

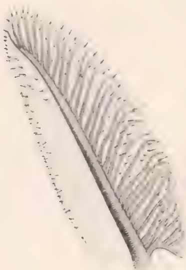


Fig. 17. **Volucella pellucens** (Syrphide). Die beiden Labellen (Paraglossae) ausgebreitet, mit den Pseudotracheen. Vergr. 30 : 1. (Nach einem Originalpräparat gezeichnet von N. Popoff.)

Dieser wunderbare, schon im Jahre 1740 treffend von Réaumur geschilderte Mechanismus ist seitdem von manchen Beobachtern bestätigt worden. (Siehe unter anderen Künckel d'Herculais, 1881.)

Bei der Fliegenmade ist der Mund am vorderen Körperende auf einer Verlängerung angebracht, welche ein- und ausgestülpt werden kann. Die hakenförmigen, in das Innere des Stomodaeum zurückziehbaren Mandibeln dienen ausschließlich als Haftorgane. Hier wiederum sind die Mundteile der Larve von denjenigen der Imago vollkommen verschieden.

Bei den Flöhen (Aphaniptera) sind die Mundteile stechend und saugend. Die Mandibeln sind gezahnte Leisten, die zusammen mit der Oberlippe das Saugrohr bilden. Die Maxillen sind kurz, ohrmuschelförmig, mit 4-gliedrigen Tastern. Die beiden vielgliedrigen Palpen der kleinen Unterlippe liegen seitlich der Saugröhre auf.

Rhynchota. Die Mundteile bilden einen zum Stechen und Saugen geeigneten Schnabel. Die verlängerte, meist 4-gliedrige Unterlippe bildet eine Rinne, in welcher die zu Borsten umgewandelten Mandibeln und Maxillen liegen, und die an ihrer Basis von der Oberlippe bedeckt wird. — Die Borsten (Styli), welche longitudinale Bewegungen ausführen, sind mit einem etwas erweiterten, den Muskeln zur Insertion dienenden Basalstück versehen. Dieser Teil ist, um ein ausgiebiges Spiel der Protraktoren zu ermöglichen, stets weit in das Innere des Kopfes oder gar des Thorax zurückverlegt. Zwei oder vier

kleine an den Basalstücken der Styli angebrachte Hebel sind bei deren Bewegungen behilflich. Bei den Larven bilden sich Ersatzborsten in vier im Thorax gelegenen sogenannten retortenförmigen Organen (Fig. 21). Die inneren Borsten, welche durch gerade Leisten miteinander verbunden sind, bilden durch ihre Aneinanderlagerung zwei feine Rinnen, welche Exkretions- und Saugkanäle genannt werden (Geise und Wedde). Der mit der Speichelpumpe in Beziehung stehende Exkretionskanal dient dazu, den Speichel in die gestochene Pflanze einzutröpfeln, um dadurch den Zufluß des Pflanzensaftes zu fördern.

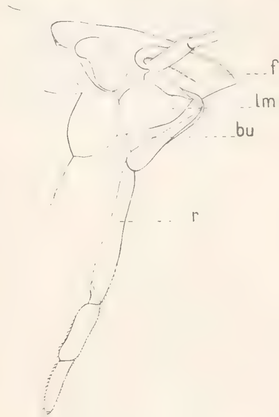


Fig. 18. **Graphosoma lineatum.** Der Kopf von der Seite gezeichnet. Vergr. 13 : 1. *f* Fulcrum, *lm* Lamina maxillaris, *bu* Buccula, *r* Rostrum (Unterlippe).

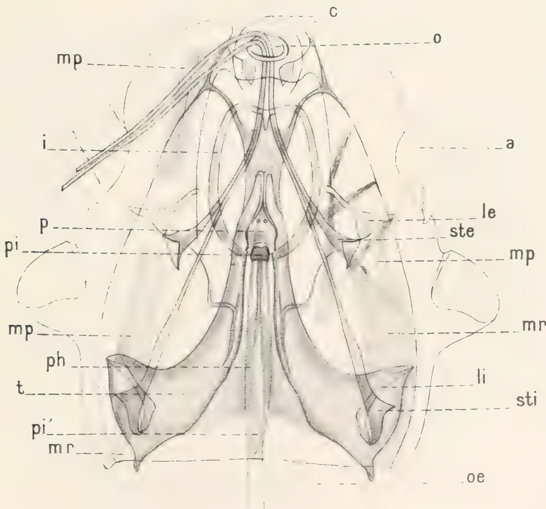


Fig. 19. **Raphigaster grisea.** Bauchseite des Kopfes, nach einem Canadabalsampräparat. Vergr. 24 : 1. *a* Fühler, *c* Clypeus *i* Ansatz des Rostrum, *le, li* Hebelarme, *mp, mr* Musculi pro- et retractores, *o* Oeffnung zum Durchgang der Borsten, *oe* Oesophagus, *p* Speichelpumpe, *pi, pi'* Pumpenstock, *ste, sti* äußere und innere Borsten, *t* Tentorium.

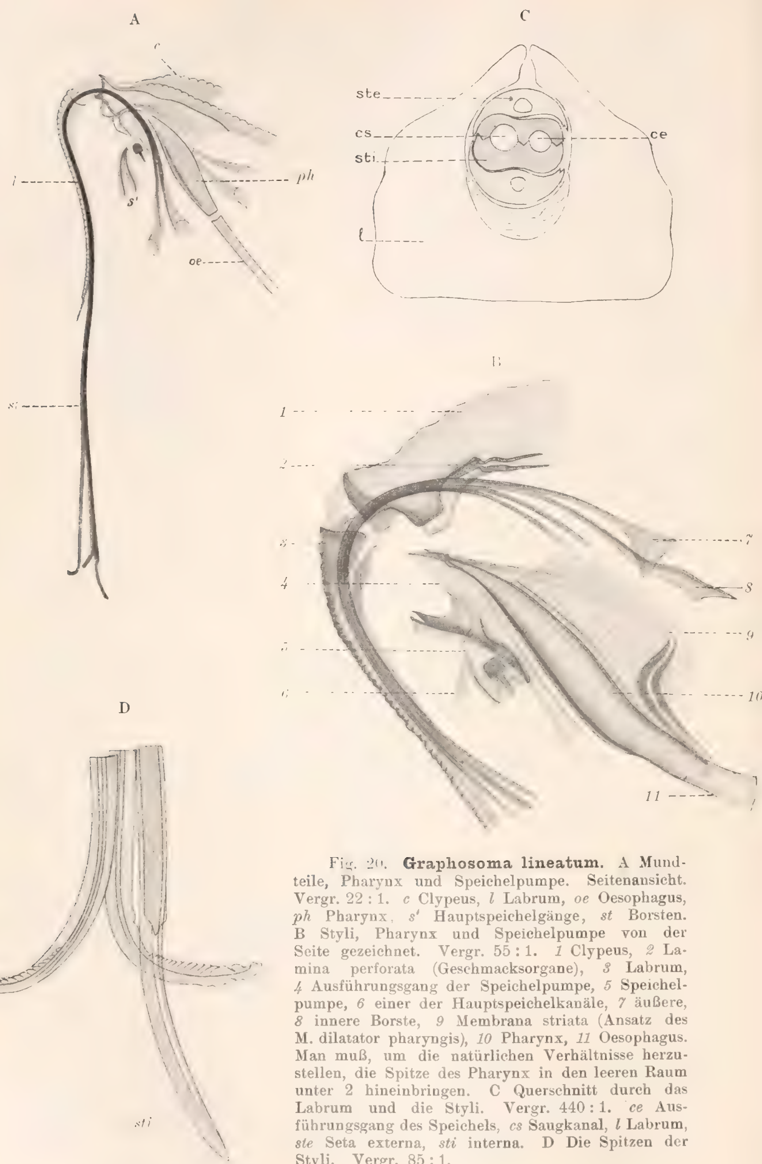


Fig. 20. **Graphosoma lineatum.** A Mundteile, Pharynx und Speichelpumpe. Seitenansicht. Vergr. 22 : 1. *c* Clypeus, *l* Labrum, *oe* Oesophagus, *ph* Pharynx, *s'* Hauptspeichelgänge, *st* Borsten. B Styli, Pharynx und Speichelpumpe von der Seite gezeichnet. Vergr. 55 : 1. *1* Clypeus, *2* Lamina perforata (Geschmacksorgane), *3* Labrum, *4* Ausführungsgang der Speichelpumpe, *5* Speichelpumpe, *6* einer der Hauptspeichelkanäle, *7* äußere, *8* innere Borste, *9* Membrana striata (Ansatz des M. dilatator pharyngis), *10* Pharynx, *11* Oesophagus. Man muß, um die natürlichen Verhältnisse herzustellen, die Spitze des Pharynx in den leeren Raum unter 2 hineinbringen. C Querschnitt durch das Labrum und die Styli. Vergr. 440 : 1. *ce* Ausführungsgang des Speichels, *cs* Saugkanal, *l* Labrum, *ste* Seta externa, *sti* interna. D Die Spitzen der Styli. Vergr. 85 : 1.

Bei den blutsaugenden Wanzen hat der Speichel giftige Eigenschaften. Der mit dem Pharynx in Kontinuität stehende Saugkanal dient dem Aufsaugen der Flüssigkeiten (Saft oder Blut). Daraus ergibt sich, daß das Saugen nicht, wie früher angenommen wurde, durch die Schnabelrinne, sondern durch den zwischen den Stechborsten befindlichen Saugkanal stattfindet.

Die Speichelpumpe ist ein kleines, glockenförmiges, chitiniges Organ an der Unterseite des Kopfes. Ein durch einen besonderen Muskel bewegter Pumpenkolben dient dazu, den Speichel aus den Speichelkanälen aufzusaugen. Dieser wird andererseits durch einen besonderen Ausführgang (Vas efferens) bis an den Eingang des Exkretionskanals befördert. Eine im Innern befindliche Membran spielt die Rolle eines Ventils. Jener wunderbare Apparat findet sich bei allen Hemipteren, Blattläusen und Cocciden. Der länglich geformte, spindelförmige Pharynx besteht aus einem unteren rinnenförmig ausgehöhlten Stück und einem dem vorigen angepaßten Deckel (Operculum). Beide Stücke haben auf dem Querschnitt die Form von zwei ineinandergreifenden U. Das Vakuum (Aufsaugen) wird durch das Abheben des Operculum bewirkt. Diese Bewegung wird von einem besonderen, dem Clypeus angehefteten Muskel (M. dilatator) bewerkstelligt.

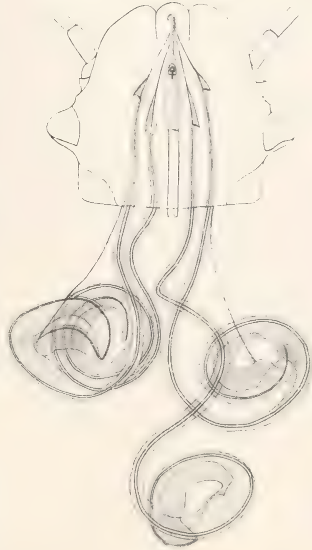


Fig. 21. Larve von **Nezara viridula** (Ceylon), vor der letzten Häutung. Die vier im Thorax befindlichen retortenförmigen Organe herauspräpariert. Vergr. 20 : 1.

Bis vor kurzem hat man die inneren Borsten als homolog den Mandibeln, die äußeren als homolog den Maxillen betrachtet. Jedoch zeigt die Entwickelung dieser Teile, daß die innere Borste nur dem Endglied der Mandibeln entspricht. Der Basalteil bleibt als eine besondere Platte (Gena) in der Kopfkapsel erhalten. Aehnlicherweise entspricht die äußere Borste dem Endteil der Maxille (Lacinia). Der Basalteil (Stipes) bildet die bei den Homopteren fast unabhängig gebliebene Lamina maxillaris. (Heymons.)

2. Die Gliedmaßen des Rumpfes.

Die Füße bestehen aus aufeinander beweglichen Gliedern, welche (im Gegensatz zu Maxille und Unterlippe) stets Ende gegen Ende gestellt sind.

An jedem Fuß werden folgende Glieder unterschieden: 1) die Hüfte (Coxa), 2) der Trochanter, 3) das Femur, 4) die Tibia,

5) der Tarsus. Letzterer hat in der Regel 3—5 Glieder und endigt mit 2 Klauen. Zwischen den Klauen findet sich bei vielen Insekten ein kleines, manchmal 2—3-lappiges Kissen (Pulvilus, Plantula). Die Füße werden nach ihren Verrichtungen sehr mannigfaltig umgestaltet. Man unterscheidet demgemäß Gangbeine, Sprungbeine, Schwimmbeine, Raubbeine, Grabbeine.

Bei den Ameisen und anderen Hymenopteren findet sich am 1. Glied des vorderen Tarsus, sowie am Endsporn der Tibia ein zierlicher Kamm. Beide Kämme sind aus Tastzähnen gebildet und mit einer besonderen Drüse in Beziehung. Jener sogenannte tibiotarsale Putzapparat dient hauptsächlich dazu, die Fühler zu reinigen.

Bei Dytiscus, Acilius usw. sind an den vorderen Füßen des ♂ die drei ersten Glieder sehr stark erweitert. An der Unterfläche jener Glieder finden sich zahlreiche größere und kleinere (als modifizierte Haare zu betrachtende) Näpfe, welche bei der Begattung als Haftorgane dienlich sind.

Am vorderen, hauptsächlich zum Graben gebrauchten Bein des Ateuchus ist der Tarsus gänzlich verschwunden.

Bei den Larven sind die Hüften gewöhnlich freier als beim Erwachsenen angebracht, die Tarsen dagegen sehr kurz, meist 1-gliedrig, mit 1, 2 oder 3 Klauen.

Abdominalanhänge. Die Griffel (Styli) sind paarige, ungegliederte, bewegliche Fortsätze, welche z. B. bei Thysanuren (Machilis, Japyx, Nicoletia, Lepisma) an der Bauchseite des Abdomens angebracht sind. Jene auch als Hüftsporne bekannten Bildungen werden als mutmaßliche Rudimente von Abdominalfüßen betrachtet. An der Innenseite der Hüftsporne finden sich 2 Paare kleiner ausstülpbarer Bläschen (den Coxalsäcken von Scolopendrella homolog, Fig. 22).

Die Springgabel (Furcula) der Poduren ist, wie man glaubt, den Styli der Thysanuren homolog. Aehnliche Organe finden sich am Rande des 9. Abdominalsegments beim ♂ von Blatta, Mantis, Locusta und beim ♀ der Libellen. Die beweglichen Borsten (Setae ambulatoriae) der Carabiden, gewisser Larven (Lampyris) werden ebenfalls als homolog angesehen.

Die Raife (Cerci) sind meist gegliederte, mit Sinneshaaren besetzte Fortsätze, welche am Ende des Hinterleibs, oberhalb des Afters angeheftet sind. Sie sind bei beiden Geschlechtern vorhanden. Lange, gegliederte Cerci finden sich bei den Thysanuren, Blattiden, Mantiden, Grylliden, Ephemeren, Perliden (Fig. 23). — Bei Blatta sind die Cerci 16-gliedrig. — Die Termiten haben in der Regel zwei rudimentäre Styli und Cerci. — Kurze, mit Tasthaaren besetzte Anhängsel (Analtaster) werden beim ♀ verschiedener Käfer (Cerambyx, Rhynchophorus, Drilus) beobachtet und dienen dazu, beim Eierlegen eine passende Stelle aufzufinden. Auch mehrere Larven (Carabiden, Staphyliniden, Silphiden, Dytisciden), Panorpa, Lyda, zeigen ähnliche Bildungen. Ungegliederte Cerci kommen vor bei Acridiern, Phasmen, einigen Grylliden, Libellen, Hymenopteren, bei Nepa, Ranatra (hier als Atmungsorgane dienlich).

Haltezangen. Bei den Libellen dienen die Raife und die oberen Afterklappen zum Halten der Weibchen. Während der Be-

gattung legen sich die „Appendices“ bei den Zygoptera an den Prothorax, bei den Anisoptera an den Kopf (Augen- und Occipitalrand). — Bei den Ohrwürmern (Forficula ♂ und ♀) bilden modifizierte Cerci einen Forceps, ebenfalls bei Japyx. — Am Hinterleibsende zahlreicher männlicher Insekten befinden sich zangenartige Fortsätze, welche zum Festhalten des Weibchens gebraucht werden. Solche Zangen werden bei Ephemeriden, Phryganiden, Lepidopteren, Hymenopteren und Dipteren gefunden. Bei Coleopteren fehlen sie. Da die Haltezangen schon bei nahe verwandten Arten verschiedene Formen annehmen, so geben sie für die Systematik (z. B. der Lepidopteren) wichtige Merkmale. — Bei vielen Raupen sind die letzten falschen Beine mit Häkchen versehen, welche während der Puppenzeit das Aufhängen der Puppe ermöglichen.

Die Flügel. Die Flügel stellen dünne, lamellöse, ungegliederte Duplikaturen der Leibeswand, speziell des Integumentes dar. Die beiden Lamellen einer Flügelduplikatur liegen einander dicht an. Die Flügel

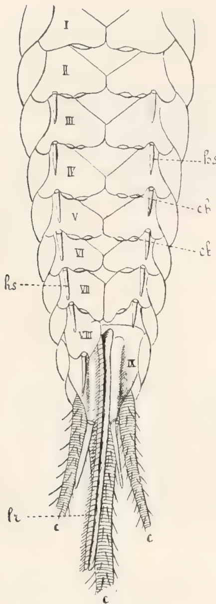


Fig. 22 A.

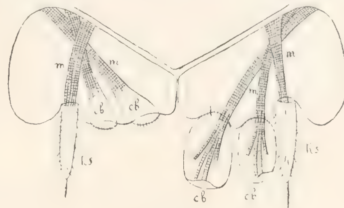


Fig. 22 B.

Fig. 22 A. Bauchseite des Hinterleibes eines Weibchens von **Machilis maritima** (nach OUDEMANS). Die linke Hälfte des 8. Bauchschildes ist entfernt. *I—IX* Segmente des Abdomens, *c* borstenförmige, gegliederte Anhänge (Cerci) des 10. Abdominalsegmentes, *cb* ausstülpbare Bläschen = in Rückbildung begriffene Coxaldrüsen, *hs* bewegliche Anhänge = Hüftsporne, mutmaßliche Rudimente von Abdominalfüßen, *lr* Legeröhre.

Fig. 22 B. Ein Bauchschild von **Machilis maritima**, mit zwei ausstülpbaren Bläschen (*cb*) jederseits. Links die Bläschen eingezogen, rechts ausgestülpt. *hs* Bewegliche Anhänge (Hüftsporne), *m* Muskeln derselben und der ausstülpbaren Bläschen. (Nach OUDEMANS.)

sind, ähnlich wie ein Pflanzenblatt, geadert. Die Adern stellen größtenteils Verdickungen der chitinigen Flügelcuticula dar. In den engen Binnenraum der Flügel treten Nerven und vornehmlich Tracheen ein, die sich in einer den Adern entsprechenden Weise verästeln. Auch Blutkanäle begleiten die Adern. — Die Anordnung der Adern ist systematisch sehr wichtig. Die genaue Untersuchung des Aderverlaufs, seiner Entwickelung und besonders die Erforschung im Schwunde begriffener rudimentärer oder „erloschener“ Adern hat zu dem Resultate geführt, daß die Flügel der verschiedenen Hexapodenordnungen zwar

nicht aufeinander, wohl aber auf eine gemeinsame Flügelform zurückgeführt werden müssen. Es bestätigt demnach die Untersuchung der Flügel die Annahme, daß alle Ordnungen geflügelter Insekten von einer gemeinsamen geflügelten Stammgruppe abstammen.

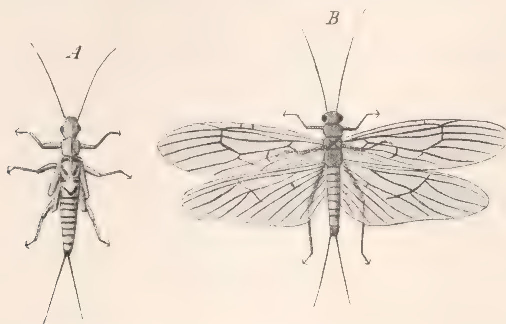


Fig. 23. A Larve, B weibliche Imago von **Capnia nigra** (Perlide). (Nach Pictet.)

Die zwei Paar Flügel sind Anhänge des Meso- und Metathorax. Ihre verjüngten Basalteile sind mit den dorsalen Seitenteilen von Meso- und Metathorax gelenkig verbunden. Stark entwickelte Flügelmuskeln (siehe Muskulatur) dienen zu ihrer Bewegung.

Die Apterygoten sind vollständig flügellos, und da bei ihnen weder beim erwachsenen Tiere noch auf irgendwelchen Entwickelungsstadien Rudimente von Flügeln oder von zu Flügeln gehörenden

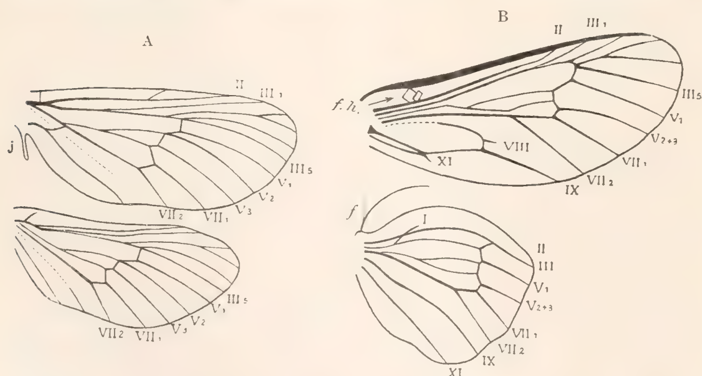


Fig. 24. A Vorder- und Hinterflügel eines primitiven Schmetterlings **(Hepialus gracilis,** Hopfenfalter). Beispiel zu den **Lepidoptera jugata** (älteres Verhalten). *j* Jugum. (Nach Comstock.) B Vorder- und Hinterflügel eines höheren Schmetterlings **(Thyridopteryx ephemeraeformis,** Heteroceren, Nachtschmetterlinge). Beispiel zu den **Lepidoptera frenata** (jüngeres Verhalten). *f* Frenulum. (Nach Comstock.)

Organen vorkommen, so ist, in Uebereinstimmung mit andern ursprünglichen Organisationsverhältnissen, die Annahme zur Zeit gerechtfertigt, daß auch die Vorfahren der Apterygoten flügellos waren, daß, kurz gesagt, der flügellose Zustand bei ihnen, ebenso wie bei den Myriapoden und Protracheaten, ein ursprünglicher ist. Alle anderen Hexapoden (die Pterygoten) aber sind typisch mit Flügeln, und zwar ursprünglich mit 2 Paar Flügeln ausgestattet, und wenn innerhalb verschiedener Ordnungen der Pterygoten die Flügel auf ein Paar reduziert sind oder (entweder bei beiden Geschlechtern oder nur bei einem derselben) vollständig fehlen, so handelt es sich hier um einen abgeleiteten Zustand, um Tiere, welche die Flügel ihrer Vorfahren eingebüßt haben. Sehr häufig lassen sich bei solchen Insekten denn auch noch Rudimente von Flügeln oder zu Flügeln gehörenden Organen nachweisen.

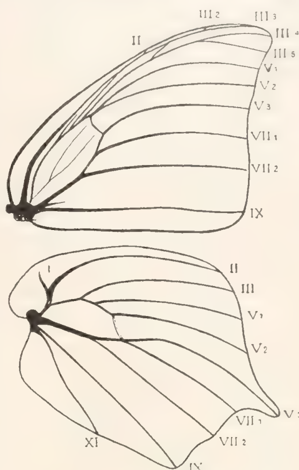


Fig. 25. Vorder- und Hinterflügel eines anderen höheren Schmetterlings (**Anaea andria**, Rhopaloceren, Tagschmetterlinge). Beispiel zu den **Lepidoptera frenata** (abgeändertes Verhalten). Frenulum ersetzt durch Verbreiterung der Humeralecke des Hinterflügels. Benennung des Flügelgeäders: I. Costa. II. Subcosta. III. Radius. (IV. Praemedia.) V. Media. (VI. Postmedia.) VII. Cubitus. VIII, IX, X Anales. Nach Comstock.

Nie kommen bei jetzigen Insekten (Imagines) mehr als 2 Flügelpaare vor. Gewisse Orthopteren (Lithomantis) und Neuropteren (Scudderia) der Steinkohlenzeit sollen mutmaßlich prothoracale Flügel besessen haben (Woodward und Brongniart).

In der jetzigen Tierwelt zeigt die erste Larvenphase einer in Ceylon wohnhaften Termite (Arrhinotermes flavus) zwei prothoracale Flügelstummel, welche aber nach einigen Wochen verkümmern. Diese embryonalen Flügel stehen mit den später erscheinenden Flügeln der Imago in keiner Beziehung (Fig. 26).



Fig. 26. **Arrhinotermes flavus** (Ceylon), $2^1/_2$ mm lange Larve mit prothoracalen Flügelstummeln.

Das Problem der phylogenetischen Entstehung der Insektenflügel ist außerordentlich schwierig und noch durchaus nicht gelöst. Denn die Entstehung dieser Organe ist nicht damit erklärt, daß man sagt, die Flügel sind Hautduplikaturen, die sich allmählich vergrößert und vom Körperstamm gelenkig abgesetzt haben. Die Flügel müssen doch in allen

Stadien ihrer phylogenetischen Entwickelung bestimmte Funktionen gehabt haben. Ursprünglich konnten sie unmöglich Flugorgane gewesen sein. Welche Funktionen sie aber ausübten, bevor sie zu ausschließlichen Flugorganen wurden, darüber lassen sich nur Vermutungen äußern. Folgende Vermutung erscheint noch am meisten annehmbar: 1) Die Vorfahren der Hexapoden waren, wie heutzutage noch die Apterygota, flügellose, durch Tracheen atmende Landtiere. 2) Die apterygotenartigen Vorfahren der Stammgruppe der Pterygoten paßten sich an das Leben im Wasser an. Dorsale Hautduplikaturen dienten zur Atmung im Wasser. Die Entstehung solcher zur Atmung dienenden Hautduplikaturen bietet keine Schwierigkeiten, da jede Oberflächenvergrößerung, eine kleine wie eine große, von Nutzen ist. 3) Die respiratorischen Anhänge (in die sich Tracheen fortsetzten) wurden beweglich und konnten vielleicht zur Fortbewegung (Schwimmen) beitragen [1]). Diese Annahme bietet ebenfalls keine Schwierigkeiten, da die Kiemen vieler Wassertiere beweglich sind und die Beweglichkeit wegen des erzeugten Wasserwechsels für die Atmung von Nutzen ist. 4) Bei einem erneuten allmählichen Uebergang zum Landleben trat allmählich die respiratorische Funktion zurück und die lokomotorische in den Vordergrund. Hier liegt indes der schwierigste Punkt. Man kann indes annehmen, daß die Tiere schon zu der Zeit, da sie noch im Wasser lebten, sich vermittels der Schwingungen ihrer Kiemenblätter über das Wasser emporzuschnellen vermochten, ähnlich, wie es fliegende Fische mit ihren Brustflossen tun. Vielleicht ließe sich denken, daß gewisse Insekten, bevor sie eigentliche Flügel besaßen, sich ihrer häutigen Ausbreitungen nach Art eines Fallschirmes bedienten.

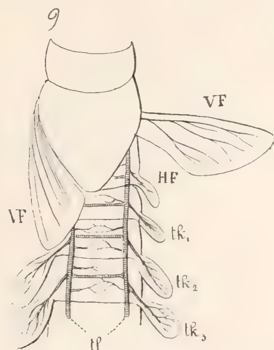


Fig. 27. Thorax und vordere Abdominalsegmente der Larve von Cloeon dimidiatum (Ephemeride), mit Tracheenkiemen (tk_1, tk_2, tk_3) und den Anlagen der Vorderflügel (*VF*) und Hinterflügel (*HT*). *tl* Tracheenlängsstämme. (Nach V. Graber.)

Die Beschränkung der Flügel auf die 2 Paare des Meso- und Metathorax wird wohl in mechanischer Weise als zur Fortbewegung des Körpers durch Fliegen besser geeignet erklärt werden müssen. Unter den lebenden Insekten zeigt sich sogar unzweideutig eine Tendenz zur stärkeren Ausbildung nur eines Flügelpaares, und bei den Dipteren ist nur eines flugfähig entwickelt.

Als Paradigmata für das vermutete Auftreten von zur Atmung im Wasser dienenden Hautduplikaturen bei den ältesten Vorfahren der geflügelten Insekten können die sogenannten Tracheenkiemen der Phryganiden-, Sialiden- und Ephemeridenlarven dienen. Die Phryganidenlarven leben im Wasser in selbstverfertigten Wohnröhren und besitzen am weichhäutigen Abdomen fadenförmige Anhänge, in welche Tracheenäste hineinträten. Solche Anhänge werden als Tracheenkiemen bezeichnet. Aehnliche Anhänge

1) Einzelne winzig kleine, wasserbewohnende Hymenoptera (Agriotypus, Prestwichia, Anaphes, Limnodytes) bedienen sich ihrer Flügel ausschließlich zum Schwimmen.

finden sich am Abdomen der Sialidenlarven. — Bei den frei im Wasser lebenden Ephemeridenlarven finden sich an den Segmenten des Hinterleibs 6 oder 7 Paar seitliche, bewegliche Tracheenkiemen, welche bald büschelförmig, bald blatt- oder fadenförmig sind. Ein vorderes Paar kann sogar zu einer Art Kiemendeckel entwickelt sein, indem es die hintere schützend bedeckt. Alle diese Tracheenkiemen sind offenbar in Form von Hautduplikaturen und in Anpassung an das Wasserleben entstandene Atmungsorgane. Wo sie blattförmig sind, verästeln sich die in sie eintretenden Tracheen mehr oder weniger reichlich. Sie werden in ganz ähnlicher Weise angelegt wie die Flügel und bestehen bei den älteren Larvenstadien neben den Flügelanlagen fort (Fig. 27, Cloeon).

Versuche, die Flügel der Insekten auf Organe ziemlich weit abliegender Tierabteilungen, wie etwa auf Rückenkiemen von Borstenwürmern oder Rückenduplikaturen von Crustaceen zurückzuführen, sind wohl kaum glücklich.

III. Dimorphismus, Polymorphismus.

Bei den meisten Insekten sind die ♂ und ♀ nicht nur in den Geschlechtsorganen, sondern noch in vielen andern Merkmalen verschieden. Die ♂ der Ameisen, Bienen, vieler Fliegen (Bibio z. B.) haben größere Augen; bei den ♂ der Bombyciden, Culiciden, Melolonthiden, des Longicorniers Bolbocerus, sind die Fühler, der Sitz des Geruchssinnes, stärker entwickelt; bei den ♂ gewisser Mantiden (Gongylus) ist der ganze Körper schmaler, die Fühler länger und gekämmt. Als den ♂ eigene Bildungen, die mit dem Kopulationsakt in Beziehung stehen, seien noch erwähnt: Verbreiterung der Vordertarsen (Carabiden, Staphyliniden, Hydrophiliden), Saugnäpfe ebendaselbst (Dytisciden); Verlängerung der Vorderbeine mit Ausbildung behaarter Haftflächen (Xylocopa tenuiscapa); einfache Verlängerung der Vorderbeine (die Curculionide Rhina, die Chrysomelide Clythra); Verdickung der dritten Femora mit Ausbildung von Dornen an denselben (Cissites, Otiorhynchus); abdominale Bürstenflecke (Blaps, Dermestes). Direkte Beziehung zum Kopulationsakt ist weniger anzunehmen bei andern den ♂ eigenen Bildungen: Hörner und andere Auswüchse an Kopf und Thorax (Lucaniden, Scarabaeiden, Cetoniden).

Unter den die ♀ auszeichnenden Bildungen seien erwähnt: Rippung der Flügeldecken (Dytiscus), engere Punktierung derselben (Xylotrupes), Fehlen der Flügel (Lampyris, Orgyia, Psychiden, Scelioniden, Cocciden), Fehlen der Hinterflügel (Phyllium). Doch gibt es auch Fälle, wo die Flügel beim ♂ reduziert sind oder fehlen, so bei Blastophaga grossorum, einem kleinen Hymenopteron, das im Innern der Feigen lebt und bei deren Befruchtung (Caprification) eine wichtige Rolle spielt. Flügellosigkeit der Männchen ist überhaupt ein häufiges Vorkommen in der Familie der winzigen Feigenwespen, welche symbiotisch bei den Ficusarten aller Tropenländer angetroffen werden. (Arbeiten von Paul Mayer, Gustav Mayr und Fritz Müller.) Auch bei Prestwichia und Pentarthron (Hym.) ist das Männchen manchmal flügellos.

Bei Stylops, parasitisch im Innern von Polistes und gewissen Homopteren lebenden Tieren, fehlen den ♀ Augen, Fühler, Flügel und Beine. Wurmförmig und vivipar, verlassen sie während ihres ganzen Lebens die Puppenhülle nicht.

Die sozial lebenden Insekten entwickeln einen echten Polymorphismus, als das Resultat einer Anpassung verschiedener Formen oder Kasten an besondere Funktionen. So sind bei den Bienen und Ameisen nur ein Teil der ♀, die sogenannten Königinnen, fruchtbar;

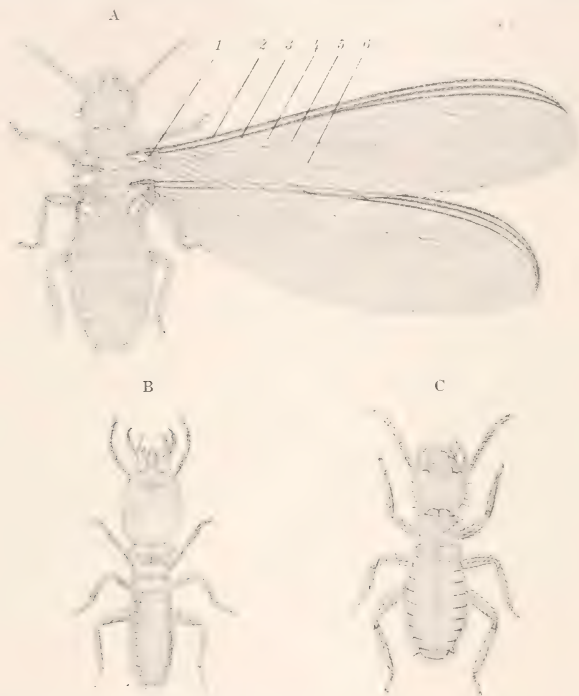


Fig. 28. **Termes Horni** Wasm. (Ceylon). — A Imago. Vergr. 4 : 1. *1* Flügelschuppe, aus deren Rand der Flügel abgetrennt wird, *2* Costa, *3* Subcosta seu radius, *4* Mediana, *5* Submediana seu Cubitus, *6* Cubitaläste. — B Soldat. Vergr. $6^1/_2$: 1. — C Arbeiter. Vergr. 8 : 1.

die andern, Arbeiter genannt, sind nicht fortpflanzungsfähig, da ihre Geschlechtsorgane rudimentär bleiben. Immerhin kommen, wenigstens bei Ameisen, Zwischenformen zwischen den geschlechtlich voll aus gebildeten ♀ und den Arbeitern vor, die Ergatoiden Wasmanns. Der Polymorphismus der Wespen ist viel weniger scharf ausgeprägt; bei der Gattung Vespa überwintern befruchtete ♀ allein; im Frühjahr erscheinen unter deren Nachkommen (etwa 30 Tage nach der Ablage der Eier) neben Arbeitern auch fruchtbare ♀, aber die Nachkommen-

schaft dieser unbefruchteten Tiere besteht dann ausschließlich aus ♂; ebenso verhält sich Polistes (v. Siebold).

Den Arbeitern der Ameisen fehlen die Flügel; in einigen Gattungen (Pheidole, Pheidologeton) erscheinen noch besondere Formen der Arbeiter, von größerem Ausmaß und mit vergrößertem Kopf, die sogenannten Soldaten. Die ♂ der Dolichopiden sind von den ♀ so sehr verschieden, daß sie zunächst einer ganz anderen Gruppe anzugehören scheinen und auch lange für etwas ganz anderes gehalten wurden.

Die fruchtbaren ♂ und ♀ der Termiten, die sich sehr ähnlich sehen, sind begleitet von geschlechtslosen Individuen, Arbeitern und Soldaten, die für bestimmte Funktionen im Haushalt dieser staatenbildenden Tiere entwickelt sind (Fig. 28). Die Geschlechtslosen sind flügellos und in der Regel blind. Die Arbeiter unter denselben zeigen die Mundteile, überhaupt die anatomischen Eigenschaften der Imago (abgesehen von dem Fehlen der Geschlechtsorgane); die Möglichkeit bleibt deshalb bestehen, daß diese Form von den Geschlechtstieren erst im Laufe des Heranwachsens differenziert wird, etwa unter dem Einfluß einer bestimmten Ernährung (wie Arbeiter und Königinnen bei der Honigbiene). Diese Annahme verbietet sich für die Form der Soldaten, die weitgehende anatomische Verschiedenheit von den andern Kasten trennt, für welche also eine Differenzierung schon im embryonalen Leben anzunehmen ist, wohl infolge einer besonderen, noch unbekannten Eigenart der Befruchtung.

IV. Integument.

Die Integumente sind denen der Crustaceen ähnlich, mit dem Unterschied, daß ihnen Kalkeinlagerung fehlt. Den ganzen Körper umhüllt, ein Exoskelett bildend, eine Cuticula aus Chitinsubstanz. Von diesem Exoskelett gehen verschiedene Fortsätze nach dem Innern des Körpers (Tentorium, Apodeme, Furcae). Die Chitindecke nimmt verschiedene Formen an; es gibt membranöse, durchscheinende, mehr oder weniger elastische Cuticulae, und harte, dunkelgefärbte Chitinpanzer. Das weiche Chitin erscheint regelmäßig an den Gelenken und auf der Oberfläche der Eingeweide, die harten Formen bekleiden besonders die freien Oberflächen. Die Struktur des Exoskeletts (Streifen, Punkte, Grübchen), die Form seiner Haare und Schuppen usw. sind von großer Wichtigkeit für die Systematik.

Das Epithel, als dessen Ausscheidung die Chitincuticula erscheint, wird, wie bei den übrigen Arthropoden, als Hypodermis (Matrix cuticulae) bezeichnet. Die Beschaffenheit dieser Schicht ist sehr verschieden; sie erscheint bald in abgeplatteten Zellen, deren Kerne weit auseinander liegen (manchmal schwer zu sehen), bald als eine geschlossene Schicht von kubischen oder zylindrischen Zellen.

Die Bedeutung des Bindegewebes ist bei den Insekten außerordentlich beschränkt, so daß gesagt werden kann, diese bilden fast alle ihre äußeren und inneren Organe aus Epithelien und von diesen abgeleiteten Cuticulae. So finden wir im Darmkanal, in den Drüsen an Stelle eines Chorion eine äußere oder innere Cuticula als Unterlage des Epithelium und resistenten Teil der Wand.

Die Integumente der Insekten sind vielfach die Träger von Haaren. Ein Teil dieser Haare sind Sinnesorgane und stehen in Verbindung mit einer Nervenzelle an ihrem Fuß. Andere sind als

Schutz- und Schmuckgebilde aufzufassen. Wasserinsekten sind oft mit besondern, unbenetzbaren Haaren bekleidet. Dank solcher Bekleidung umhüllen sich Hydrophiliden, Parnus, Notonecta mit einer Luftschicht, die zugleich ihr Gewicht vermindert und sie vor Berührung mit dem umgebenden Wasser bewahrt: kleine Hydrophiliden müssen daher, um untertauchen zu können, sich an Wasserpflanzen anheften. Insekten, die auf der Wasseroberfläche laufen (Hydrometra) sind dank der umhüllenden Luftschicht imstande, sich sehr schnell von der Wasseroberfläche zu lösen (Brocher). Bei der Hausfliege sind besondere an der Unterfläche der Tarsen befindliche Haare in mikroskopische Trichter umgewandelt, welche beim Laufen auf glatten Flächen die Funktion von Haftorganen erfüllen. Als modifizierte Haare sind die Schuppen aufzufassen, welche z. B. die Lepidopteren in ihrer Gesamtheit, ebenso die Culiciden, die Lepismen und manche Curculioniden bedecken.

Als Oenocyten (entdeckt von Wielowiéjski 1886) werden besonders Elemente bezeichnet, ovale oder sphärische Zellen, meist von beträchtlicher Größe (90—95 μ bei gedeckelten Larven von Polistes), die sich in regelmäßiger Verteilung in den Zwischenräumen des Fettkörpers finden, oder zu Gruppen vereinigt an den Tracheen und Stigmen. Man findet diese Zellen unter bestimmten Umständen mit Uraten beladen und nimmt an, daß ihre Funktion sei, zur Zeit der Verpuppung, wo die Funktion der Malpighischen Gefäße eingestellt ist, die Urate auszuscheiden und aufzuspeichern, um dieselben dann in das Blut zurückzugeben, sobald die Funktion der Malpighischen Gefäße wieder aufgenommen wird. Es wird meist angenommen, daß die Oenocyten aus der Hypodermis hervorgehen und sekundär in das Körperinnere gewandert sind (Berlese, Koschenikow, Vaney, Perez).

Färbung. Die Farben, welche die Insekten schmücken, gehören zwei Hauptgruppen an: entweder beruhen sie auf Pigmenten, die im Chitin oder den Zellen der Hypodermis enthalten sind; oder sie sind Wirkungen der Interferenz und Diffraktion in Schuppen, Haaren, geschichteten Membranen (Schiller, Glanz in Regenbogenfarben). Bei den Schmetterlingen z. B. finden wir zweierlei Schuppen. Die einen sind Träger eines diffusen, meist gelben Pigments und bedingen durch ihre Lagerung in verschiedenartiger Anhäufung Farbentöne, die von gelb über rot zu braun und schwarz übergehen. Die andern sind durchsichtig, in der Längsrichtung zart gestreift, zerstreuen das Licht und reflektieren besonders blaue Lichtstrahlen. Grün entsteht in der Regel aus der vereinigten Wirkung von gelben Schuppen mit farblosen, die in gewissen Richtungen einen blauen Reflex erzeugen (A. Pictet 1911). Manchmal findet man, eine auffallende Tatsache, innere Organe von lebhafter Färbung; so z. B. die Hoden des indischen Laternenträgers (Fulgora maculata), deren peritoneale Hülle mit kleinen, scharlachroten Körnern durchsetzt ist. In der Kopfblase (Laterne) des gleichen Insekts sind sternförmige Zellen mit roten und blauen Körnern erfüllt. Die äußere Hülle der Hoden von Locusta viridissima ist grün gefärbt: gelb bei Mylabris, Chrysopa: orange bei Pentatoma: rot bei Hipparchia, Liparis. Der Fettkörper mancher Insekten ist gelb oder grau. Die Malpighischen Gefäße, in der Regel blaßgelblich, können lebhaft gelb oder dunkelbraun vorkommen (so bei der Fliege Eristalis). Im Auge sind die

Sehzellen, sowie spezielle Pigmentzellen stets mit schwarzen, braunen oder rötlichen Pigmentkörnern erfüllt.

Häutung (Ecdysis). Bei den Häutungen, die das Wachstum und die Metamorphose der Larven begleiten, wird nicht nur die äußere Cuticula, sondern auch die innere Bekleidung (Intima des Verdauungskanals, der Tracheen, der Exkretionskanäle) im ganzen oder stückweise abgestreift (Exuvia). So wird z. B. bei einer Termite, welche sich häutet, im Intestinum die Intima im Niveau der Mündung der Malpighischen Gefäße durchgerissen und mit der äußeren Cuticula teils durch die Mund-, teils durch die Afteröffnung entfernt.

Die neue Haut, welche unmittelbar nach der Häutung weich und weißlich erscheint (z. B. bei Blatta) nimmt erst nach einiger Zeit eine härtere Beschaffenheit an. Daher machen die Insekten zur Zeit der Häutung eine kritische Phase durch (Ruhestadium), in welcher sie fast unbeweglich bleiben, keine Nahrung nehmen und wegen ihrer Weichheit dem Angriff ihrer Feinde mehr ausgesetzt sind.

Bei manchen Arten (Raupen, Hemipteren, etc.) zeigt die neugebildete Haut neue, vom vorigen Stadium abweichende Farben und Zeichnungen.

Die Zahl der Häutungen ist bei den Insekten verschieden und selbst bei einer und derselben Art nicht vollkommen konstant. Häufig (z. B. bei Blatta, Musca) geschieht die erste Häutung fast unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei.

Nach zuverlässigen Beobachtungen ist die Zahl der Häutungen bei Blatta americana 7 (Marlat), bei den meisten Acridiern 5 (ausnahmsweise bei Diapheromera femorata 12 nach Riley), bei Hemipteren 3, Homopteren 2—4 (ausnahmsweise bei Cicada septemdecim 21 bis 30). — Bei den Termiten machen die Geschlechtstiere 2, die geschlechtslosen dagegen nur eine Häutung durch, welche mit dem Ruhestadium zusammentrifft. Daraus kann der Schluß gezogen werden, daß Arbeiter und Soldaten als in ihrer Entwickelung gehemmte Individuen zu betrachten sind. — Unter den Käfern sind bei Phytonomus punctatus 3, Dermestes vulpinus 4, Meloë 5 Häutungen gezählt worden. — Unter den Dipteren bei Oestriden 3, Corethra 4. — Unter den Hymenopteren bei Encyrtus 4, bei den Bienen, Hummeln, Wespen wenigstens 8. (Packard). — Für die Schmetterlingsraupen wechselt diese Zahl zwischen 4—7. Bei den Seidenraupen gibt es 5 Häutungen. Bei den ♀, welche für ihre Entwickelung eine längere Zeit brauchen, ist die Zahl der Häutungen meist etwas größer als beim ♂ (Dyar, Riley, Henneguy, A. Pictet). Die Ablösung der alten Cuticula wird durch eine unter derselben abgesonderte Flüssigkeit wesentlich erleichtert (Newport, Verson, Gonin).

Was den Mechanismus der Häutung betrifft, so spaltet sich gewöhnlich die alte Cuticula hinter dem Kopfe oder längs des Rückens und wird samt den inneren Exuvien als Ganzes abgestreift, z. B. wird ein solcher Modus bei Orthopteren, Odonaten, Schmetterlingen beobachtet. Bei Acridiern bildet sich zwischen Kopf und Thorax eine mit Blut gefüllte Ampulle, welche beim Sprengen der alten Haut eine wichtige Rolle zu spielen hat. Zu diesem Zweck wird der Kopf zuerst mit Luft angefüllt, dann durch den dadurch ausgeübten Druck in die betreffende Ampulle das Blut eingepreßt[1]) (Künckel d'Herculais).

1) Eine mit Blut gefüllte Nackenampulle ist auch der eben ausgeschlüpften Acridierlarve beim Sprengen der Ootheca behilflich.

Bei den Musciden ist der Vorgang der Häutung dadurch charakterisiert, daß die letzte Cuticula nicht abgeworfen wird, sondern an der Luft gehärtet die bekannte braune Tonne bildet, welche die Nymphe in sich schließt.

Bei Hymenopteren endlich, deren fußlose Larven von einer zarten Cuticula umgeben sind, wird dieselbe nicht als Ganzes, sondern stückweise abgestreift.

V. Nervensystem.

Das Nervensystem der Insekten ist aus 18—19 Paaren von Neuromeren oder primitiven Ganglien abgeleitet. Von diesen Ganglienpaaren, die beim Embryo getrennt sind, vereinigen sich drei (präorale) zur Bildung des supraösophagealen Zentrums, Gehirn, cerebroide Ganglien genannt. Dieses umfaßt (nach Viallanes): 1) das optische Zentrum, Protocerebrum; 2) das Antennengehirn, Deutocerebrum; 3) das Zwischenhirn, Tritocerebrum, von dem die Innervation des Labrum ausgeht (und bei den Crustaceen des 2. Antennenpaares).

Nach einer andern Auffassung (Janet 1905) würde der Nerv des Labrum und dieses selbst dem 1. Segmente und damit dem Protocerebrum angehören, während das Tritocerebrum der Crustaceen nur in dem vordern Teil der subösophagealen Kommissur erhalten wäre.

Die 3 folgenden (postoralen) Paare, entsprechend dem mandibularen, maxillaren und labialen Segment, sind ihrerseits verschmolzen zur Bildung des subösophagealen Zentrums, des Schlundganglions (gnathales Ganglion von Janet), welches die Mundteile, samt ihren Muskeln, innerviert. Die 13 übrigen Paare der Neuromeren, bei primitiven Insekten (Anurida) noch getrennt, bilden die ventrale Ganglienkette, die aus den thoracalen und den abdominalen Ganglien besteht. Die letzteren finden sich bei höheren Insekten in eine kleine Zahl von Zentren vereinigt.

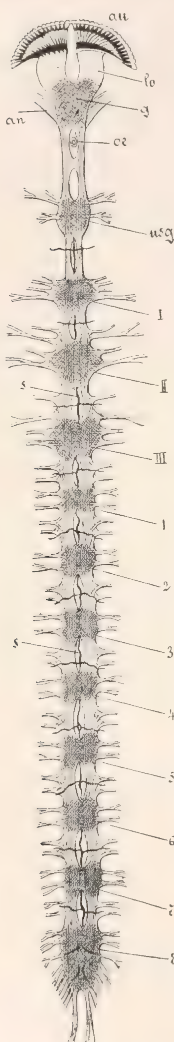


Fig. 29. Zentralnervensystem von **Machilis maritima** (nach Oudemans). *au* Auge, *lo* Lobus opticus, *g* Gehirn, *an* Antennennerv, *oe* Oesophagus, zwischen den Schlundkommissuren hindurchtretend, *usg* unteres Schlundganglion, I—III Thoracalganglien, *1—8* Abdominalganglien, das letzte *8 a b c* aus drei verschmolzenen Ganglien bestehend, *s* sympathisches Nervensystem des Bauchmarks.

In der Regel besteht das supraösophageale Zentrum aus 2 getrennten Massen, welche wiederum durch einen Einschnitt in 2 Ganglien (Proto-

und Deutocerebrum) geteilt sind. Das dritte Ganglion (Tritocerebrum) ist meist von außen unsichtbar. Am Protocerebrum bilden sich an den

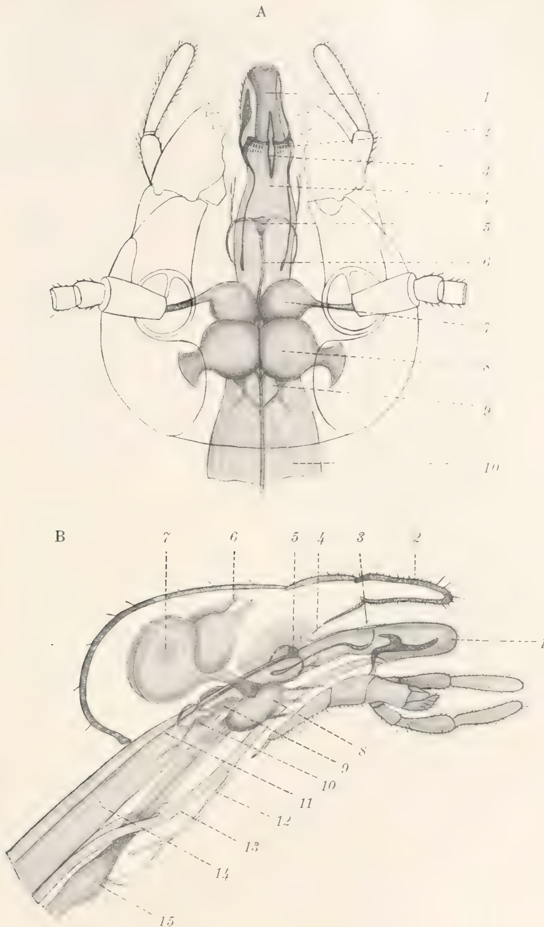


Fig. 30. **Blatta americana** (Ceylon). A Gehirn von oben. Vergr. 9 : 1. Clypeus und Labrum sind entfernt worden. *1* Lingua (Hypopharynx), *2* Geschmacksporen, *3* Eingang des Pharynx, *4* Pharynx, *5* Ganglion frontale, *6* Nervus recurrens, *7* Antennalhirn, *8* optisches Hirn, *9* Ganglion supraintestinale posterius, *10* Oesophagus. B Gehirn von der Seite. Vergr. 9 : 1. Die Mandibel und die Maxille sind entfernt worden. *1* Lingua, *2* Labrum, *3* Eingang des Pharynx, *4* Sinus labro-pharyngeus, *5* Ganglion frontale, *6* Antennalnerv, *7* durchgeschnittener optischer Nerv, *8* Ganglion suboesophageum, *9* Ganglion supraintestinale anterius, *10* posterius, *11* Nervus recurrens, *12* Gang der Speicheldrüsen, *13* Gang der Speichelampullen, *14* Oesophagus, *15* Ganglion prothoracicum.

Seiten die Sehlappen, und am oberen Teil entspringen die Ocellarnerven. Bei den meisten Insekten sind die optischen Ganglien derart dem Protocerebrum genähert, daß sie mit dem Gehirn eine einzige, die ganze Breite des Kopfes ausfüllende Masse bilden (Fig. 39). Bei einzelnen Arten jedoch, wo die Augen mehr oder weniger vom Gehirn entfernt sind, ist das optische Ganglion durch einen weißen Stiel (Nervus opticus) mit dem Gehirn verbunden. Eine solche Anordnung findet sich z. B. bei Fulgora und bei der Dipterengattung Diopsis.

Die cerebroiden Ganglien sind mit dem subösophagealen Zentrum durch zwei Konnektive verbunden, welche zwischen sich den Schlund (Pharynx) durchtreten lassen. Es ist bemerkenswert, daß diese beiden Ganglien bei höheren Insekten (Biene) sehr eng miteinander verbunden sind, so daß man von einem Durchbruch des Schlundes durch die ganze nervöse Masse sprechen kann, während bei primitiveren Formen (Acridiern) die Schlundkonnektive viel länger erscheinen.

Vergleichbar mit dem Gehirn der Vertebraten ist auch bei den Insekten das Gehirn der Sitz der psychischen Funktionen, das heißt der bewußten Empfindungen, des Gedächtnisses, der Vorstellungen, Assoziationen und Instinkte; ebenso ist es ein Zentrum für die willkürliche Bewegung. Der komplizierte Aufbau des cerebroiden Ganglions, die ihm eigenen besondern Organe (Globuli, pilzhutförmige oder U-förmige Körper der Bienen und Ameisen), die es von den andern Ganglien unterscheiden, sind zweifellos in Beziehung mit seiner Eigenschaft als Träger der höhern Funktionen.

Es läßt sich anatomisch nachweisen, daß die verbindenden Fasern der zentralen Kette zum Teil durch die andern Ganglien direkt nach dem Gehirn verlaufen. So kann z. B. die Kontinuität der Nervenfasern durch die Kette hin an einer mit Chlorgold behandelten Corethra-Larve direkt beobachtet werden. Für die Koordination der Bewegungen hat immerhin Faivre an Dytiscus eine Lokalisation speziell im subösophagealen Ganglion experimentell nachgewiesen. Es wäre dann nur der erste Willensimpuls (wie beim Vertebraten) in das Cerebrum zu verlegen. Die Brust- und Bauchganglien sind im besondern als Sitz der segmentalen Reflexe anzusehen. Wo die Kette regelmäßig ist, sieht man von jedem Ganglion rechts und links feine quere Aeste abgehen, die sich je auf die Integumente und Muskeln des eigenen Segmentes verteilen.

Der metamerische Charakter der automatischen Bewegung ist um so deutlicher, je deutlicher die Segmentierung des Tieres überhaupt ist. Wenn wir die Reihe der Hexapoden in aufsteigender Richtung verfolgen, so begegnen wir einer Tendenz der primitiven Segmentierung zu sekundärem Verschwinden mit der Ausbildung von 3 getrennten Regionen. Eine höhere Form, wie eine Biene oder Wespe, mit ihren scharf getrennten 3 Teilen (Kopf, Thorax, Abdomen), jeder mit seinen besondern Anhängen (Fühler, Mundteile, Flügel, Beine, Stachel) und ihrer hohen Differenzierung und Spezialisierung erscheint sehr weit entfernt von einer primitiven Larve oder Raupe. Es ist zu erwarten, daß das Nervensystem dieser Entwickelungsrichtung folgt. Die Ganglien, in primitiver Form eine vollständige metamere Kette bildend, neigen zur Verdichtung und Vereinigung, je mehr wir in der Reihe ansteigen. Ein Ganglion, das bei einer Larve einem einzigen Segment entsprach, erscheint beim fertigen Insekt mit einem oder mehreren

anderen Neuromeren zu einer einzigen Masse verschmolzen. Nicht mehr ein einzelnes Segment, sondern eine vereinigte Gruppe werden fortan die Zellen zu innervieren haben, womit dann eine Koordination höherer Ordnung erreicht ist. Da derartige Veränderungen die offenbare Folge einer gradweisen Vervollkommnung darstellen, sind wir berechtigt, in der Vereinigung der Ganglien zu einer kleinen Zahl von Zentren einen Wesenszug der höhern Insektenformen zu erblicken.

Bei den Thysanuren, primitiven, flügellosen Insekten, ist das Nervensystem wenig verdichtet. Wir finden ein cerebroides Ganglion, mit dem subösophagealen Ganglion durch zwei Konnektive vereinigt

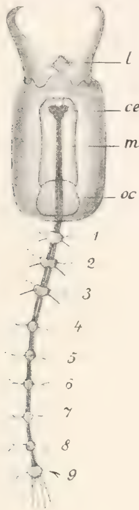


Fig. 31.

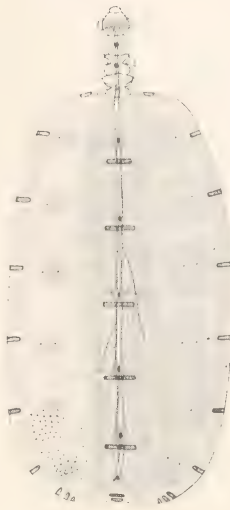


Fig. 32.

Fig. 31. **Termes ceylonicus** (Soldat). Unterseite des Kopfes mit der Ganglienkette. Vergr. 8:1. *ce* cerebrales und subösophageale Ganglien; *1, 2, 3* thoracale; *4—9* abdominale Ganglien. *l* Labrum, *m* Mentum, *oc* Foramen occipitale.

Fig. 32. Termitenkönigin **(T. obscuriceps)** von der Dorsalseite eröffnet. Nervensystem. Vergr. $1^1/_2$:1.

und weiter eine ventrale Kette aus 11 durch kurze Stränge verbundenen Ganglien (Fig. 29, Machilis). — Campodea hat 7 statt 8 abdominale Ganglien. Bei den Collembolen ist die Zahl der abdominalen Segmente auf ein einziges reduziert. —

Die Termiten, ein primitiver Typus, haben außer den Kopfganglien 3 thoracale und 6 abdominale Ganglien (Fig. 31). Nur die letzten Ganglien des Abdomens sind, wie die Figur zeigt, zu einer einzigen Masse vereinigt. Bei der befruchteten Königin muß die Ganglienkette die Möglichkeit haben, sich noch beim fertigen Insekt dem Längenwachstum des Abdomens anzupassen. Verglichen mit dem frisch entwickelten geflügelten ♀ wird die Bauchkette der voll entwickelten

Königin auf das 10—12-fache ihrer Länge gestreckt (Fig. 32). Die Ganglien selbst behalten ihre ursprünglichen Dimensionen bei; die Streckung erfolgt in den Konnektiven, deren Scheiden verhältnismäßig sehr dick sind. Einer ähnlichen Streckung verfallen bei diesen Tieren der Verdauungskanal, das Rückengefäß, die Muskelbänder des Abdomens. — Bei Phyllium (Phasmide) gibt es, außer den Kopfzentren, 3 thoracale und 7 abdominale Ganglien. Bei Acridiern ist die Zahl der Abdominalganglien auf 5 reduziert, bei Gongylus (Mantide) sogar auf 4.

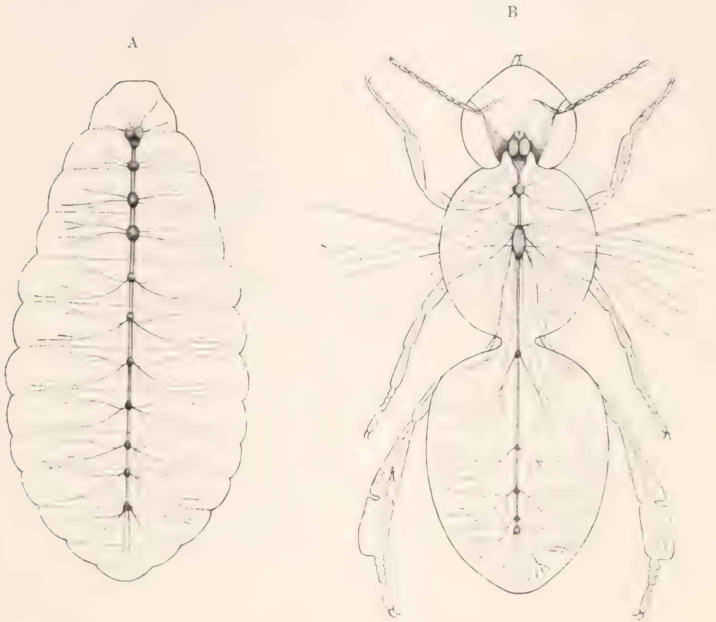


Fig. 33. Honigbiene. A Larve, B Imago, Nervensystem (nach Blanchard).

Die Biene (Imago) hat, außer den cephalischen, ein prothoracales Ganglion, das mesothoracale mit dem metathoracalen und dem 1. abdominalen vereinigt, endlich 4 unabhängige abdominale Ganglien. Verglichen mit der Larve finden wir außer den cephalischen 6 Ganglien an Stelle von 10 (Fig. 33).

Unter den Dipteren finden wir in der Unterordnung der Nematoceren (Culiciden, Tipuliden, Fungicolen) ein sehr dezentralisiertes Nervensystem. Chironomus: hinter dem subösophagealen Ganglion folgen 3 thoracale und 6 abdominale Ganglien; das letzte thoracale Ganglion ist doppelt und hervorgegangen aus der Vereinigung des metathoracalen mit dem ersten abdominalen; ebenso ist das letzte der abdominalen Zentren aus 2 verschmolzenen Ganglien aufgebaut. Andererseits finden wir unter brachyceren Dipteren (Empiden, Asiliden, Bibioniden) eine größere Konzentration.

Bei Empis z. B. sind pro- und mesothoracale Ganglien vereinigt; bei den Bremsen (Tabanus) bilden die 3 thoracalen Ganglien eine einzige Masse und die abdominalen sind einander sehr genähert. Die Syrphiden haben außer dem thoracalen Zentrum 2 getrennte abdominale Ganglien, die Conops ein einziges abdominales Ganglion (Fig. 34). Endlich bei den Musciden, Oestriden, Pupiparen erreicht die Vereinigung der Massen ihren Höhepunkt: hier sind die thoracalen und abdominalen Ganglien zu einer einzigen Masse vereinigt. Beispiel Sarcophaga. Von diesem oval geformten Zentrum geht ein unpaarer Nervenstrang ab, der nach dem Körperende verläuft und rechts und links den verschiedenen Abdomensegmenten feine Nervenäste abgibt.

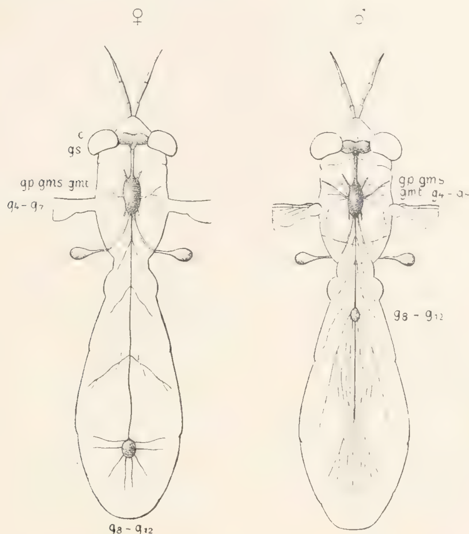


Fig. 34. **Conops rufipes** ♀ und ♂. *c* Hirnganglien, *gp*, *gms*, *gmt* Pro-, Meso- und Metathoracal-Ganglien, g_4—g_7 vier mit den vorigen verwachsene Bauchganglien, g_8—g_{12} letztere zu einer Masse verwachsene Bauchganglien. (Nach KÜNCKEL D'HERCULAIS.)

Die Coleopteren zeigen ähnliche Verhältnisse; immerhin geht die Konzentration hier selten so weit wie bei den Dipteren. Die Lamellicornia zeigen allerdings keine abdominalen Ganglien mehr, besitzen aber zwei getrennte Ganglienmassen im Thorax.

Bei den Hemipteren sind die abdominalen immer mit den thoracalen Ganglien vereinigt und mehr oder weniger eng mit ihnen verschmolzen. Der Schnitt von Pyrrhocoris apterus (Fig. 54) zeigt ein getrenntes Prothoraxganglion, in gleicher Entfernung vom subösophagealen und vom thoracoabdominalen Zentrum. Die gleiche Anordnung findet sich bei Lygaeus und Pseudophana. Die beiden Ganglien sind einander genähert oder gar vereinigt bei Pentatoma. Bei andern Gattungen dagegen (Notonecta, Nepa, Capsus, Acanthia) vereinigt das prothoracale

sich mit dem subösophagealen Ganglion. Beim indischen Laternenträger (Fulgora maculata) sind die thoracalen und abdominalen Ganglien in ein einziges vereinigt, von dem die Nerven für Thorax und Abdomen strahlenförmig abgehen; endlich bilden auch die cephalischen Ganglien sozusagen eine einzige Masse, da der ösophageale Ring außerordentlich klein ist. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei Flata, bei den Cocciden und annähernd bei den Aphiden.

Die Larven zeigen im allgemeinen eine Bauchkette vom primitiven Hexapodentypus, aus mehr oder weniger weit getrennten Ganglien bestehend. Bei der Larve der Corydalis cornuta, die ihrer Durchsichtigkeit wegen für die Untersuchung sehr geeignet ist, finden wir eine Bauchkette aus 3 thoracalen und 8 abdominalen Ganglien. (Hammar.) Die gleiche Zahl zeigt die Larve von Corethra (Leydig, Weismann). Immerhin gibt es Formen mit sehr ausgesprochener Konzentration, so die Larve des Ameisenlöwen (Myrmeleon), der Schwimmkäfer Dytiscus und Cybister, bei denen alle hinter dem mesothoracalen folgenden Ganglien zu einem einzigen Strang vereinigt sind (Fig. 8); so ferner die Larven der Scarabaeiden (Oryctes rhinoceros), unter den Dipteren diejenigen von Stratiomys und Tabanus, bei welchen

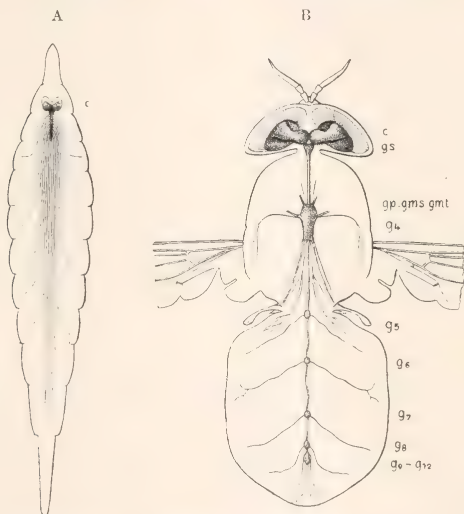


Fig. 35. **Stratiomys longicornis.** A Larve, B Imago ♀. *c* Hirnganglien, *gs* Ganglion suboesophageum, *gp*, *gms*, *gmt* Pro- Meso- und Metathoracal-Ganglien, g_4—g_{12} Ganglien der Bauchkette. (Nach Künckel d'Herculais).

letzteren sonderbarerweise die Konzentration der Kette bei der Larve viel weiter geht als bei der Imago (Fig. 35). Derartige Vorkommnisse, die vom phylogenetischen Gesichtspunkte aus nicht leicht erklärlich erscheinen, dürften wahrscheinlich mit sekundären Modifikationen oder Anpassungen zusammenhängen, welche derzeit noch ungenügend untersucht sind.

Zusammenfassend finden wir: die primitiven Neuromeren des Embryo erfahren schon bei der Larve ein gewisses Maß von Konzentration; die 3 cerebralen, die 3 buccalen, die 2—3 letzteren abdominalen Neuromeren (Genitalganglien) sind stets schon bei der Geburt der Larve vereinigt. Bei der Imago erreicht in der Regel die Konzentration noch höhere Grade. Ihr Maximum finden wir: 1) bei gewissen Coleopteren (Scarabaeiden), 2) bei gewissen Dipteren (Musciden), 3) bei den Rhynchoten, ganz besonders den Homopteren. Eine derartige Bildung scheint in Beziehung zu stehen mit einer besonders vollkommenen Koordination der Bewegung (Flug, Sprung). Immerhin läßt diese Erklärung sich nicht auf alle Gruppen anwenden; mehrere der oben erwähnten Larven (Oryctes, Musca, Conops, Tabanus) bewegen sich relativ langsam, ebenso Aphiden und Cocciden, während andererseits der Floh mit seiner so entwickelten Sprungfähigkeit ein dezentralisiertes Nervensystem hat. Insekten mit hoch entwickelten psychischen Fähigkeiten (Bienen, Ameisen) zeichnen sich weniger durch eine weitgehende Konzentration der Ganglienkette aus, als durch den verwickelteren Bau ihrer cerebralen Massen. Die Termiten mit ihren hoch entwickelten sozialen Instinkten haben eine dissoziierte Ganglienkette.

Wie bei den höheren Tieren finden wir auch bei den Insekten einen sehr deutlichen und auffallenden Zusammenhang zwischen dem Maß der Ausbildung höherer psychischen Funktionen und den Dimensionen des Gehirns. Außerdem wird der Umfang der verschiedenen Gehirnteile direkt beeinflußt durch die Ausbildung der zugehörigen Sinnesorgane. Wichtige Resultate sind in dieser Richtung durch das Studium der Sozialinsekten (Bienen und Ameisen) erzielt worden.

Bei der Ameisenarbeiterin z. B. ist der optische Lappen kleiner als bei ♂ und ♀, aber der Antennenanteil dafür größer (Fig. 36). Die Arbeiterameise, flügellos, nur am Boden und im Innern des Nestes lebend, findet ihren Weg vorwiegend durch den Sinn der Antennen, den topochemischen Sinn; ihr Gesichtssinn ist atrophiert. Der dorsale Teil des Gehirns, der die pilzförmigen Körper umschließt, ist rudimentär beim ♂, etwas größer beim ♀ und erreicht die volle Entwickelung beim Arbeiter. Die pilzförmigen Körper mit der sie umhüllenden Rindensubstanz sind aber sehr wahrscheinlich der Sitz der Intelligenz und der zusammengesetzten Instinkte. Die Unterschiede in der Organisation des Gehirns der 3 Kasten finden, wie wir sehen, ihr Korrelat in der verschiedenen Lebensweise dieser Formen. Das ♂, dessen Leitungen sich darauf beschränken, dem ♀ in die Lüfte zu folgen und sich mit diesem zu vereinigen, hat gut entwickelte Augen, mittelmäßigen Antennensinn und einen sehr rudimentären Intellekt. Das ♀, dem es zufällt, in der ersten Zeit die Kolonie allein zu gründen und zu erhalten, zeigt einen höheren Grad des Antennensinns und des Intellekts. Der Arbeiter endlich, dessen Instinkte die verwickeltsten sind, zeigt eine offenbare Ueberlegenheit in der Ausbildung der pilzförmigen Körper. Diese Tatsachen, die Forel voraussagte (1901), sind seither durch Ziegler und seine Schüler Jonescu (1909) und Pietschker (1910) bestätigt worden. Auch bei den Termiten lassen sich in den verschiedenen Kasten ähnliche Differenzen nachweisen (K. von Rosen 1913).

Außer der Ganglienkette besitzen die Insekten noch ein kleines System, das unter dem Namen des supraintestinalen oder sym-

pathischen Nervensystems bekannt ist. Von Lyonet in der Cossus-Raupe entdeckt (1762), wurde es später studiert von Newport

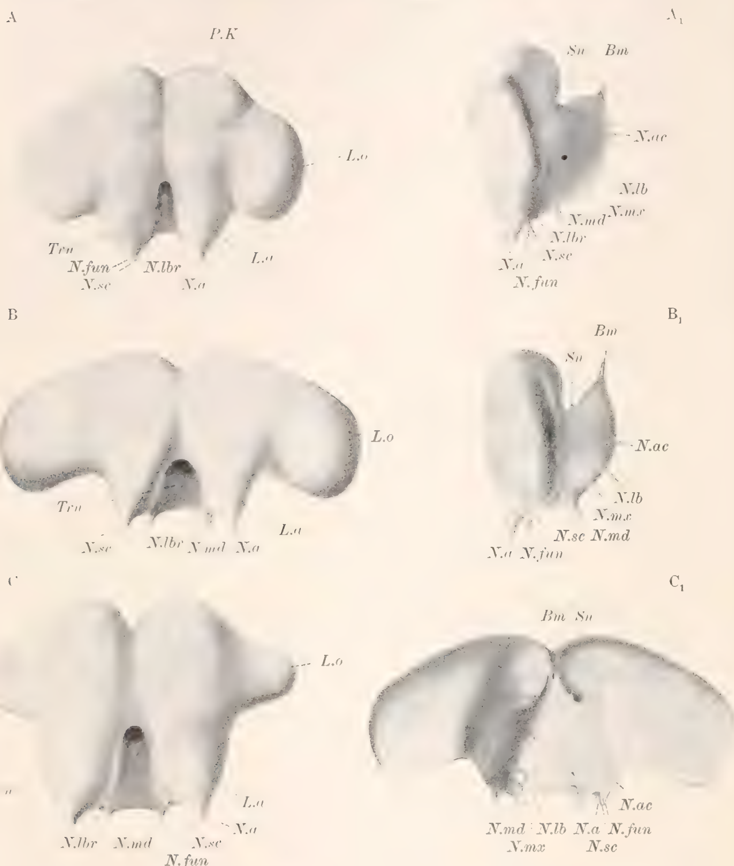


Fig. 36. Die äußere Gestalt des Gehirns der 3 Formen der Ameise **Camponotus ligniperdus**. Vergr. 96 : 1.
Fig. A. Das Gehirn des Männchens von vorn gesehen.
„ A_1. Das Gehirn des Männchens von der Seite gesehen.
„ B. Das Gehirn des Weibchens von vorn gesehen.
„ B_1. Das Gehirn des Weibchens von der Seite gesehen.
„ C. Das Gehirn der Arbeiterin von vorn gesehen.
„ C_1. Das Gehirn des Weibchens von hinten gesehen.

Bm Bauchmark, *La* Lobus antennalis, seu olfactorius, *Lo* Lobus opticus, *N.a* Antennennerv, *N.ac* Nervus accessorius, *N.fun* Nerv des Funiculus antennae, *N.lb* Labialnerv, *N.lbr* Labralnerv, *N.md* Mandibularnerv, *N.mx* Maxillarnerv, *N.sc* Nerv des Basalgliedes der Antenne, *PK* pilzförmige Körper, *Sn* Speicheldrüsennerv, *Trn* Tritocerebralnerv (nach Pietschker.)

(1833—34). Brandt (1835), Blanchard (1868), Liénard (1880). B. Hofer (1887), Binet (1894), Maria Pawlowa (1895). Es besteht aus einem unpaaren und einem paarigen Anteil (Fig. 30, 37, 38). Den unpaaren Teil bildet ein vor dem Gehirn und über dem Oesophagus gelegenes Ganglion, das frontale Ganglion von Lyonet. Es verbindet sich jederseits mit dem cerebro-subösophagealen Konnektiv durch einen sehr feinen Nerv, der eine Art Schlinge um den Oesophagus bildet. Vom Vereinigungspunkt dieses Nervs und des Konnektivs gehen einige Fasern nach dem Labrum und Pharynx und deren Muskeln ab. Außerdem entspringt aus dem Frontalganglion ein unpaarer, medianer Nerv, der rückläufige Nerv (N. recurrens). Dieser verläuft unter dem Gehirn, folgt der dorsalen Fläche des Oesophagus, bildet hinter dem Gehirn eine längliche Anschwellung (G. hypocerebrale von Bordas) und endigt am Hinterende des Vormagens in das sogenannte stomacale Ganglion. Von diesem letzteren Zentrum geht manchmal ein Paar lateraler Nerven aus, in deren Verlauf kleine Ganglien auftreten.

Nach de Sinéty (Anatomie des Phasmes 1901) dringt der rückläufige Nerv zunächst in das Lumen der Aorta ein, nach vorne von dem ösophagealen Ring, durchbohrt dann nochmals die ventrale Wand der Aorta, um seinen Weg zwischen dem Gefäß und dem Oesophagus fortzusetzen (Fig. 75).

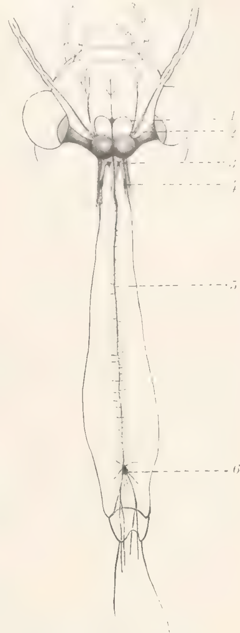


Fig. 37. **Dytiscus** (Imago). Sympathische Ganglien. *1* Ganglion frontale, *2* Ansa pharyngea, *3* Ganglion supraintestinale anterius (aorticum), *4* Ganglion suprainstestinale posterius, *5* Nervus recurrens, *6* Ganglion des Vormagens. (Nach Blanchard.)

Der paarige Teil des sympathischen Systems umfaßt die vorderen und hinteren supraintestinalen Ganglien, die an der ventralen Fläche des Gehirns liegen, in Kontakt mit dem Oesophagus beim Austritt aus dem Ring und mit dem vorderen Ende des Rückengefäßes. Von diesen Ganglien, die mit dem N. recurrens durch einen Plexus verbunden sind und von diesem Nerv selbst gehen zahlreiche Fasern nach dem Oesophagus, den Speicheldrüsen, dem Rückengefäß. Die Speicheldrüsen erhalten außerdem noch einen Ast aus dem hinteren oberen Teil des subösophagealen Ganglions (Viallanes 1887, Kenyon 1896, Jonescu 1909, Pietschker 1910). Die vorderen Ganglien, die das Rückengefäß direkt umfassen, sind auch als cardiale Ganglien bezeichnet worden. Es muß indessen bemerkt werden, daß (nach de Sinéty) die nervöse Natur dieser beiden kleinen Körper nicht unbestritten ist[1]).

1) Ein cardialer Nerv, der das Rückengefäß begleitet, wurde nach Lang bei Peripatus beobachtet.

Bei gewissen Insekten (Seidenraupe, Fig. 38) findet man ferner im Thorax und Abdomen ein sympathisches System, welches aus dem subösophagealen Ganglion entspringt, die Bauchkette auf ihrer dorsalen Seite begleitet, im Niveau eines jeden Segmentes eine kleine Anschwellung zeigt, von der zwei sehr feine Aeste ausgehen, die sich mit den Aesten der ventralen Ganglien verbinden. Von diesem Teil des Nervensystems gehen die kleinen Fasern aus, die den Verschlußapparat der Stigmen, sowie die In- und Exspirationsmuskeln versorgen.

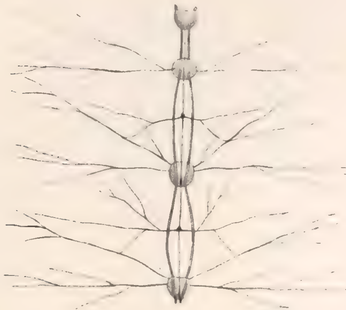


Fig. 38. Raupe von **Bombyx mori**. Ein Teil der Bauchkette mit dem anliegenden Sympathicus (nach Blanchard.)

Der paarige Teil des sympathischen Systems kann fehlen. Die Geschlechtsorgane im speziellen werden von den hintersten Zentren der Bauchkette innerviert, die als dem Rückenmark der Vertebraten homologe Gebilde erscheinen.

Histologische Struktur. An Schnitten durch Ganglien von Insekten beobachtet man im allgemeinen zentral gelegene Massen fein punktierter oder gestreifter Substanz (Marksubstanz) und oberflächlich liegende Anhäufungen von Zellen. Ferner findet man, daß das Ganglion keine kompakte Masse bildet, sondern von spaltenartigen Höhlungen

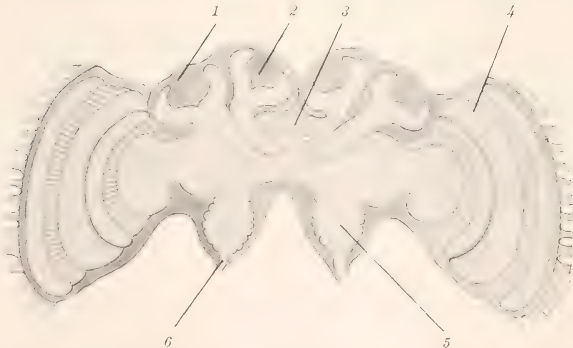


Fig. 39. Querschnitt durch das Gehirn und die optischen Ganglien der Honigbiene (Arbeiterin) nach Jonescu. *1* Aeußere Becher, *2* innere Becher der pilzförmigen Körper, *3* Zentralkörper, *4* Sehlappen, *5* Riechlappen, *6* Nervus antennarius.

durchzogen ist, die, wie es scheint, Lücken für die Blutflüssigkeit bilden. Die Zellen — wir sprechen hier in erster Linie von den großen Zellen, die leichter zu beobachten sind — gehören im allgemeinen dem unipolaren Typus an. Ihr Körper ist birnförmig, mit ovalem Kern, der mehrere

Chromatinkörner enthält, mit granuliertem Cytoplasma und zeigt einen Fortsatz von langgezogen konischer Form mit einer Andeutung von Längsstreifung. Manche dieser Elemente können (bei Fulgora) die beträchtliche Größe von 80 μ Durchmesser erreichen.

Durch passende Methoden (Imprägnation mit Chromsilber) kann man außerdem zahlreiche sogenannte Y-förmige Zellen nachweisen, dadurch ausgezeichnet, daß vom Achsenzylinder etwas unterhalb des Zellkörpers ein verästelter Fortsatz (Dendrit) sich abzweigt (Kenyon 1897).

Ein durch die cerebroiden Ganglien quer geführter Schnitt (Fig. 39, Arbeitsbiene, nach Jonescu) zeigt: 1⁰ die pilzförmigen Körper mit ihren äußeren und inneren Bechern, letztere in der Tiefe in zwei zum Teil gekreuzte Stiele (Pedunculi) ausgehend, 2⁰ eine zwischen den Stielen gelagerte fibrilläre Masse, den Zentralkörper, 3⁰ die beiden Lobi olfactorii mit dem aus denselben entspringenden Nervus antennarius, endlich 4⁰ beiderseits die mächtigen Sehlappen (optische Ganglien) mit ihren verschiedenen Schichten und Verbindungen.

An der Oberfläche der Lobi olfactorii sind eigentümliche, aus einer verdichteten punktierten Substanz gebildete Massen sichtbar, welche von Belloncі (1882) als Glomeruli beschrieben worden sind.

Speziell zeigt das optische Ganglion (Fig. 41) eine äußere Zellenschicht (Periopticum), welche der epithelialen Retina direkt anliegt, eine äußere Medullarmasse, ein äußeres Chiasma, eine innere Medullarmasse und ein inneres Chiasma. An der Peripherie sind dichte Massen von Nervenzellen angehäuft.

Wie die Anneliden besitzen auch die Insekten zahlreiche über ihr Integument verteilte Nervenzellen, die meist dem Tastsinn dienen, oft in Verbindung mit Sinneshaaren. Die Nervenzellen der Haut können in einen Reflexkreis eingeschaltet sein, indem die sensible Faser, die aus ihnen hervorgeht, in ein Ganglion eindringt und daselbst mit einer Endverzweigung in Verbindung mit einer unipolaren motorischen Zelle tritt. Bei der mit Goldchlorid behandelten Corethra-Larve beobachtet man auf der inneren Oberfläche des Integuments ein Netzwerk feiner Fibrillen.

VI. Sinnesorgane.

Einleitende allgemeine Bemerkungen.

Die Sinnesorgane haben in ihrem frühesten Auftreten viel Gemeinsames, das sie im allgemeinen rasch als solche erkennen läßt, während es andererseits durchaus nicht immer leicht fällt, sofort zu unterscheiden, für welche spezielle Sinnesfunktionen sie in jedem einzelnen Falle zu dienen haben. Die Schwierigkeit besteht im richtigen Verstehen des Einfachen: man verfällt nur zu gern in den Fehler, da bereits unterscheiden und einteilen zu wollen, wo die Natur selbst noch gar nicht unterschieden hat. Mit dem Mangel weitgehender geweblicher Differenzierung dürfte ein mehr oder weniger verschwommener Zustand der Sinnesempfindungen einhergehen. Wahrscheinlich existieren bei den niedrig stehenden Tierschichten vielfach diffuse Sinnesempfindungen, die, obschon von einem und demselben Organtypus vermittelt, bei höheren Tieren Koppelungen von mehreren entsprechen würden und dort an eigens für jeden Zweck differenzierte Sinnesapparate gebunden sind.

Ganz allgemein ausgedrückt, pflegen wir da ein Sinnesorgan vorauszusetzen, wo wir in hügelartigen Erhebungen oder in becherförmigen Einsenkungen der Haut und deren Nachbarschaft gelagerte bündelweise angeordnete Sinneszellen vereinigt finden, die nach innen zu mit einem Strang von Nervenfasern verbunden sind, während sie nach außen in direktem Kontakt mit der Umwelt stehen. Dies entspricht dem indifferenten Zustand. Tritt dasselbe äußerlich mit einem lichtbrechenden Element, einer Linse, in Ein- oder Vielzahl, vergesellschaftet auf, und sind Pigmentzellen im Umkreis ihrer Projektion angehäuft, so glauben wir mit Fug und Recht dieses Sinnesorgan als ein Auge in Anspruch nehmen zu können. Birgt hingegen ein kapsel- oder grubenartiges Organ in seinem Innern dichte, sandartige und undurchsichtige Konkremente, die von den Wimperenden der Wandungszellen getragen und in balanzierender Bewegung erhalten werden, so nehmen wir aus Analogiegründen das Vorliegen eines Gehörorgans an. Eine Gehörkapsel (Otocyste), in welche Gehörsteinchen (Otolithen) in bestimmter Weise eingelagert sind, pflegen wir jedenfalls als Gehörorgane oder statische Organe aufzufassen.

Es ist nun nicht unwichtig, von vornherein zu erfahren, daß von diesem eben geschilderten Kriterium aus beurteilt, der gesamte Kreis von Organeinrichtungen, wie sie bei den Hexapoda als „Gehörorgane“ in Anspruch genommen werden, insofern den obigen Anforderungen nicht völlig genügt, als z. B. Otolithen unseres Wissens in keinem einzigen Falle vorliegen. Und doch kommen solche innerhalb des Stammes der Arthropoden bei gewissen Crustaceen (Garneelen und Krabben), sowie bei Mollusken vor, allerdings unter eigenartigen Umständen. Hören ist, menschlich beurteilt, ein Fühlen auf Entfernung, und zwar ein Fühlen des Vibrationszustandes eines Fremdkörpers, der eventuell vermöge der Wellenlängenverhältnisse und Schwingungszahl entweder als Geräusch oder als Ton vernommen werden kann. Es ist aber keineswegs entschieden, ob die sogenannten Gehörorgane der Insekten nun gerade für die Tonperzeption in diesem letzteren Sinne geschaffen sind. Denn es liegen Gründe vor, die eher vermuten lassen, daß durch die Luft vermittelte Anregung zum Mitschwingen vielleicht bloß eine auf der primitiven Stufe eines Reizes des Muskelsinnes stehen bleibende Perzeption zur Folge haben könnte. Ein Hören einfachster Art wäre insofern denkbar, als das betreffende Geräusch zunächst lediglich eine Art reflektorischer Muskelzuckung auslösen würde.

Durch eine solche Annahme, welche durch anatomische und physiologische Tatsachen wahrscheinlich gemacht wird, ließe sich ein in der Fachliteratur bisher bestehender Widerspruch beseitigen. Wenn eine Richtung den Insekten das Hörvermögen abspricht und dieselben taub nennt und eine andere auf die mannigfaltigen und teilweise komplizierten Bildungen hinweist, welche trotz heterogener Lagerung kaum anders als mit akustischen Funktionen betraut aufgefaßt werden können, so liegt hier offenbar ein Fall falscher Fragestellung vor. Die Wahrheit wird eben in der Mitte zwischen beiden Extremen liegen: Von einem perfekten Hören wie bei den höheren Tieren wird schon insofern nicht die Rede sein können, als die betreffenden Organe nicht in unmittelbarer Nachbarschaft des Zentralnervensystems lokalisiert sind; deshalb aber den Insekten jegliche Möglichkeit der Perzeption von Lautempfindungen absprechen zu

wollen, dürfte auf der anderen Seite zu weit gegangen sein. Jedenfalls verdient bei Beurteilung dieser Frage der Umstand besondere Beachtung, daß im allgemeinen „Gehörorgane“ namentlich bei denjenigen Insektengruppen mannigfaltige Entwicklung aufweisen, die gleichzeitig gut mit Apparateinrichtungen für Lautäußerungen versehen sind. Das kann kein zufälliges Zusammentreffen sein. Und wenn auch augenblicklich noch Ausnahmen zu bestehen scheinen, so vermögen sie doch nicht, dem Charakter einer Regel wesentlichen Eintrag zu tun. Ferner empfiehlt es sich, zu bedenken, daß bei der starren Chitinbepanzerung der Arthropoden gewisse Modifikationen der Entwicklungsrichtung hinsichtlich Bau und örtlicher Lagerung einzelner Organe gegenüber den z. B. von den Vertebraten gebotenen Verhältnissen von vornherein zu erwarten sind, ohne daß dieselben deshalb prinzipiell als qualitativ minderwertig eingeschätzt zu werden brauchen.

Den höheren Sinnesorganen, Lichtsinnesorganen und Gehörorganen, welche eine größere Komplikation aufweisen, pflegt man die niedrigeren Sinnesorgane, welche Tast-, Geruchs- und Geschmackswahrnehmungen vermitteln, gegenüberzustellen. Beim Versuche, dieselben getrennt vorzunehmen, macht sich alsbald die eingangs geschilderte Schwierigkeit bemerkbar. Alle drei haben bei den Hexapoda bezüglich ihrer topographischen Verteilung wenigstens den gemeinsamen Charakterzug, daß sie mit der Körperhaut noch derartig direkt Beziehung beibehalten, daß sie eigentlich nur in bestimmter Richtung histologisch umgewandelte, spezielle Bezirke derselben darstellen und recht wohl als „Hautsinnesorgane“ im allgemeinen zusammengefaßt werden können. Will man indessen dem Bestreben nach Aufteilung nachgeben, so mag man sie auf 2 Gruppen verteilen, wovon die erstere Tastorgane, die andere die Geruchs- und Geschmacksorgane begreift. Was diese letzteren anbelangt, so hält man sich aus analogen Gründen logisch für berechtigt, zu dieser Gruppe solche Sinnesapparate einzubeziehen, welche den Mund und die Anfangspartie des Schlundes umlagern. Aus ähnlichen Gründen fühlt man sich versucht, eine dem Munde genäherte Außenlagerung eines Sinnesapparates als bezeichnend für den Sitz des Geruchssinnes anzusehen, während man für den Tastsinn keine so strenge Lokalisierung geltend zu machen pflegt, obwohl man eine hauptsächliche Lagerung an exponierten Stellen des Kopfes und der Vorderpartie des Körpers (Fühler, Taster usw.) auch da voraussetzt. Es dürfte indessen bis zur Stunde meist schwer halten, ausschließlich auf Grund histologischer Beschaffenheit mit Sicherheit von einem Sinnesorgan zu entscheiden, ob es dem Geruchssinn oder dem Geschmackssinn dient.

Geruchs- und Geschmacksorgan sind chemische Sinne und empfinden nur entsprechende Reize. Bestimmte Geruchskolben und -platten in den Fühlhörnern der Insekten sind als Geruchsorgane experimentell nachgewiesen, ebenso Geschmacksorgane auf der Zunge, am Epipharynx etc. Bei Wassertieren ist eine Unterscheidung von Geruch und Geschmack kaum festzustellen. Die Insekten kombinieren, wie wir selbst, ihre verschiedenen Sinne bei ihrer Orientierung.

Forel schreibt, man könne wohl mit ziemlicher Sicherheit als allgemeingültig den Satz aufstellen, daß die Qualität der Sinne von der Anordnung ihrer Eingangspforten (das heißt ihrer Endorgane) abhängt. Wenn ein Sinnesorgan bestimmte topographische Verhält-

nisse darbietet, sei es in bezug auf Raum oder Zeit, so gestaltet sich seine Qualität entsprechend. Gewisse Reizarten werden ausgeschaltet, andere umgekehrt feiner unterschieden. Dieser Autor (Sinnesleben der Insekten, 1910) hat z. B. experimentell nachgewiesen, daß blinde oder geblendete Ameisen die Richtung ihrer Spur offenbar aus einer Art Geruchsform derselben zwischen rechts und links unterscheiden können (natürlich mit Hilfe ihres Gedächtnisses) bei der Futtersuche und dann bei ihrer Heimkehr. Das Geruchsorgan der Fühlhörner unterscheidet sich nämlich grundsätzlich von unserem menschlichen Geruchsorgan dadurch, daß es nach außen umgestülpt und meistens sehr beweglich ist. Infolgedessen gibt es eine Orientierung im Raum und räumliche Assoziationen im Gehirn, was beim Menschen unmöglich ist, da der Geruch tief in der Nasenhöhle versteckt liegt und uns keine Raumassoziation verschaffen kann. Es gibt somit bei vielen Hexapoden, vom Tastsinn qualitativ völlig verschieden, einen Kontaktgeruch, den Forel als topochemischen Geruchssinn bezeichnet hat. Er betont aber stets die Wichtigkeit der Entwickelung des Gehirns und infolgedessen des Gedächtnisses bzw. der Assoziationsfähigkeit bei den verschiedenen Hexapoden zur Beurteilung der Art, wie sie ihre Sinnesempfindungen ausnützen.

Bei den nahen Beziehungen, welche bereits in Rücksicht auf ihre topographische Lagerung und ihre histologische Struktur die Tast-, Geruchs- und Geschmacksorgane unter dem gemeinsamen Namen der „Hautsinnesorgane" zusammenzufassen erlaubten, kann auch passend ihre physiologische Funktion unter dem generellen Namen des Hautsinnes auf eine breitere Basis abgestellt werden. Jedenfalls können folgende zwei Sätze heute als feststehend betrachtet werden:

1) verschiedenartige Außenweltreize können bei einem einfach gebauten Sinnesorgan als einerlei Wesens oder mindestens als ähnliche empfunden werden;

2) derselbe Reiz kann bei verschiedenen Sinnesorganen diverse Perzeptionen auslösen.

Ein bedeutsames Streiflicht wird auf die funktionelle Verwandtschaft der Sinnesorgane bei den Arthropoden geworfen durch die erst in neuerer Zeit berücksichtigten Kompensationserscheinungen. Herbst (1896) hat konstatiert, daß bei Crustacea decapoda (Palaemon, Palinurus) an Stelle eines amputierten Auges eine Antenne nachwächst. Seither hat man das Bestehen ähnlicher Verhältnisse bei den Insekten nachgewiesen und eine Korrelation zwischen den Fazettenaugen und den Antennen als Sinnes- (Geruchs-)Organen, ganz ähnlich wie bei den höheren Wirbeltieren zwischen Seh- und Riechorgan wahrscheinlich gemacht. „Insekten, die sehr große Augen haben und ausgesprochene Lufttiere sind (Libellula, Tabanus, Bombylius) haben meist schwach entwickelte Fühler und sind in der Dunkelheit total unbeholfen. Bei anderen dagegen, wie bei den Ameisenarbeitern, spielen die Augen eine untergeordnete Rolle; es sind dies Antennentiere, daher arbeiten dieselben bei tiefster Nacht und unterirdisch so gut wie am Tage."

Sehorgane.

Man unterscheidet einfache Augen (Ocellen, Stemmata) und zusammengesetzte oder Fazettenaugen. Diese beiden Arten von

Augen, obwohl ziemlich verschieden in ihrem Bau, sind indessen durch Uebergangsformen miteinander verbunden. Vom phylogenetischen Standpunkte aus läßt sich annehmen, daß die zusammengesetzten Augen aus zwei Gruppen einfacher Augen ihren Ursprung nehmen, die zu beiden Seiten des Kopfes angebracht sind. Dieses ursprüngliche Verhalten („Ocelli compositi“ von LANDOIS) wird bei den Raupen beobachtet, bei den Larven der Tenthredinen, verschiedenen Neuropteren, beim Genus Xenos. Dasselbe Verhalten findet man wiederum, an Stelle der zusammengesetzten Augen, bei gewissen niederen Insektentypen, wie z. B. bei den Collembola, den Pediculiden, den Mallophagen, den Nycteribien, den Flöhen (Imagines), bei der Bienenlaus Braula coeca. Die Larven der Insecta metabola, soweit sie überhaupt nicht geradezu blind sind, besitzen in der Regel bloß Ocellen. Immerhin beobachtet man bei der Corethralarve zusammengesetzte Augen (wenn auch ohne deutliche Fazetten).

Die rudimentären Fazettenaugen der Larven der Odonaten können als eine Uebergangsform zwischen ursprünglichem Typus und zusammengesetzten Augen der höheren Insekten angesehen werden.

Verschiedene Hexapoden besitzen im ausgewachsenen Zustande zusammengesetzte Augen und Ocellen gleichzeitig. Die Ocellen finden sich in der Regel 3 an der Zahl (ein vorderer und zwei hintere), in Dreieckform auf dem Scheitel, zwischen den beiden zusammengesetzten Augen angebracht. Eine solche Anordnung trifft man bei den Hymenopteren, den meisten Dipteren, einzelnen Coleopteren (Homalini), den Odonaten[1]), Perliden, Ephemeriden, verschiedenen Neuropteren (Osmylus, Raphidia, Bittacus), etlichen Orthopteren (Acridier, Mantiden), Cicadinen. — Die Termiten (Imagines) indessen, ferner die Maulwurfsgrillen, die Rhynchoten (mit Ausschluß der Cicadinen), die Lepidopteren besitzen niemals mehr als nur 2 Ocellen.

Nach KOLBE zählt man 4 Ocellen bei den Cocciden und einen einzigen bei Dermestes (Coleopt.). Die Ocellen fehlen bei den Forficuliden, in der Gattung Myrmecophilus (Grylliden), bei den Phasmen, verschiedenen Hemipteren (Pyrrhocoriden, Hydrocores), den Coleopteren (mit Ausnahme der vorgenannten Homalini), den Tagschmetterlingen (Rhopaloceren), den Geometriden.

Die Mehrzahl der Termiten (Arbeiter und Soldaten), die Larven der Hymenopteren (ausschließlich der Tenthredinen), die Larven der Musciden und mancher anderer Dipteren, die Larven zahlreicher Coleopteren (Lamellicornia, Curculionidae, Longicornia etc.), sodann verschiedene höhlenbewohnende Coleopteren sind völlig blind.

Im Gegensatz zu den Vertebraten, welche „innere Augen“ haben, insofern sie von einer Ektodermeinstülpung (der ersten Gehirnblase) abstammen, besitzen die Insekten stets „äußere Augen“, welche aus einer Differenzierung des Hautepitheliums ihren Ursprung ableiten.

Struktur der Ocellen. Wir werden diese Struktur an dem Beispiel von Fulgora maculata (Homopt.) prüfen (Fig. 40). Das verdickte aber durchsichtige Chitin bildet auf dem Niveau des Ocellus eine bikonvexe, hornige Linse, welche in eine Grube eingelassen ist. Unterhalb befindet sich eine Schicht hornbildender Zellen und noch

1) Die drei Ocellen der Aeschniden sind beinahe auf einer Querlinie angeordnet.

tiefer die Sehzellen (Retina). Diese bieten sich dar in Gestalt von Stäbchen, welche im Zusammenhang mit Nervenfasern stehen, die aus jenen austreten. Die Pigmentzellen sind nicht eingeschaltet zwischen die Retinazellen, sondern rings um dieselben gruppiert, indem sie eine Art Kuppel bilden (Pigmentbecher).

Die Cornea, welche gewöhnlich aus übereinander gelagerten Schichten besteht, zeigt bei Heptagenia (Ephem.) ein System von verlängerten Zellen, welche senkrecht zur Oberfläche orientiert sind. Einzelne Insekten (Larven des Ameisenlöwen, Raupe von Gastropacha) weisen zwischen Cornea und Retina einen eingeschobenen Kristallkörper auf.



Fig. 40. **Fulgora maculata** (Ceylon). Vertikalschnitt durch einen Ocellus. Vergr. 145 : 1. *c* Cornea, *cr* Linse, *n* Nerv, *p* Pigmentzellen, *pl* Nervenplexus, *s* Sehzellen. (Nach einem Präparat von N. Popoff.)

Auf dem Querschnitt betrachtet, erscheinen die Sehzellen öfters zu Gruppen von 2, 3, 4 (bisweilen 6—8) vereinigt und zeigen an den anstoßenden Linien lichtbrechende Stäbchen (Rhabdome, Stiftchensäume). Diesen Gruppen aneinandergestellter Elemente (Retinulae) kommt bei den zusammengesetzten Augen eine weit größere Bedeutung zu.

Die Ocellen der Cicade und einiger anderer Homopteren (Aphrophora) besitzen zwischen den Sehzellen eingeschaltete Pigmentzellen. Bei der Mehrzahl der Insekten scheinen die Ocellen dazu bestimmt zu sein, Lichtempfindungen einfachster Art zu empfangen oder auch das Tier vielmehr über die Richtung des einfallenden Lichtes zu belehren, als eigentliche Bilder zu liefern.

Zuweilen (Odonaten) sind die Sehzellen in zwei Schichten angeordnet, wovon die der Cornea benachbarte das Bild entfernter Gegenstände empfängt, während die tiefer liegende das Bild benachbarter Dinge aufnimmt. Die Ocellen der Wespen besitzen außer der Hauptretina, welche für das Nahesehen eingerichtet sind, noch eine Nebenretina, die für das Fernsehen eingerichtet ist[1]).

1) Zur Beurteilung der physiologischen Funktion und Leistungsfähigkeit der Ocellen ist die neuerdings bekannt gewordene Tatsache nicht unwichtig, daß gewisse brasilianische Wespen (Genus Apoica), welche durch die merkwürdige Größe ihrer Ocellen aufgefallen waren, eine nächtliche Lebensweise führen. Ueberhaupt scheint die Funktion der Ocellen darin zu bestehen, Wahrnehmungen aus großer Nähe und bei schwacher Beleuchtung aufzunehmen (z. B. im Innern von Bienenstöcken und Ameisennestern).

Die zusammengesetzten Augen (Complexaugen) unterscheiden sich von den vorigen dadurch, daß sie aus einer größeren Anzahl einfacher, genau nebeneinander gestellter Augen (Ommata, Ommatidien) aufgebaut werden, welche den Fazetten entsprechen. Stets in Zweizahl vorhanden. entsprechen sie den Seitenaugen der Crustaceen. Hervorgegangen aus dem Integument des Kopfes, nehmen sie bei gewissen Insekten (Libelle, Bremse, männliche Biene = Drohne) nach Art von zwei großen Halbkugeln einen beträchtlichen Teil von der Kopfkapsel ein und lassen zwischen sich bloß einen schmalen Streifen frei.

Die Fazettenaugen sind meistens von ovalem Umriß, zuweilen nierenförmig und auf der einen Seite (innen) mit einer Einbuchtung versehen (Longicornier, Blattiden) für das Basalglied der Antenne. Bei einigen Gattungen (Gyrinus, Ateuchus) ist das Auge durch eine Chitinbrücke in zwei getrennte Segmente geteilt, ein dorsales und ein ventrales. Das Auge der männlichen Cloë (Ephem.) ist durch eine Furche in zwei sekundäre Abschnitte getrennt, von denen jeder seine besondere Beschaffenheit aufweist: es sieht aus, als ob zwei Paare von Fazettenaugen vorhanden wären, ein sessiles und ein nach Krebsart gestieltes. Sodann sind bei verschiedenen Dipteren (speziell bei den Männchen) aus zwei Partien bestehende Fazettenaugen anzutreffen, nämlich aus einer dorsalen Hauptpartie, gebildet aus größeren Ommatidien und aus einer akzessorischen Partie, zusammengesetzt aus kleineren und enger aneinander gerückten Ommatidien. Die Gattung Diopsis (tropische Pilzfliegen) zeichnet sich durch abenteuerlich langgestielte Augen aus.

Die zusammengesetzten Augen sind, wie die Ocellen, von einer Kuppel umgeben, in welche die Cornea eingelassen ist. Mitunter (Oryctes) ist diese Kuppel hart, von dunkler Farbe. Eine in der unteren Partie befindliche lochartige Oeffnung läßt das Ganglion austreten. Die Zahl der Fazetten schwankt je nach den Arten zwischen 30 (Pupiparen) bis zu mehreren Tausend. Man schätzt die Fazettenzahl bei Sphinx convolvuli auf 1300; auf 4600 bei der Stubenfliege, auf 6236 bei Bombyx mori (Seidenspinner), auf 11 300 beim männlichen Cossus (Lepid.), auf 12 746 bei der Libelle. Cheshire zählte bei der Honigbiene für jedes Auge 4920 Fazetten bezüglich der Königin, 6300 für die Arbeiterin und 13 090 für die Drohne.

Die Corneae verschiedener Insekten (Biene, Eristalis) sind mit steifen Borstenhaaren besetzt, welche auf den zwischen den Corneulae befindlichen Zwischenräumen inserieren.

Struktur der Ommatidien. Jedes einfache Auge setzt sich aus zwei Bestandteilen zusammen: 1) aus dem an der Oberfläche gelegenen dioptrischen Apparat; 2) aus der darunter gelegenen Retinula oder dem rezipierenden Apparat. Aus der Gesamtheit der Retinulae setzt sich die Retina des ganzen Auges zusammen. Eine gefensterte Cuticula (Basalschicht; Grenzschicht) trennt die Retina von der oberflächlichen Schicht des Ganglion.

Der dioptrische Apparat begreift zunächst für jedes einzelne Ommatidium eine durchsichtige Corneula, welche der betreffenden Fazette entspricht. Diese Corneula von chitiniger Beschaffenheit, mehr oder weniger konvex an ihrer Oberfläche und gewöhnlich von hexagonalem Umriß, bietet meistens eine lamellenartige Struktur dar. Die Cornea

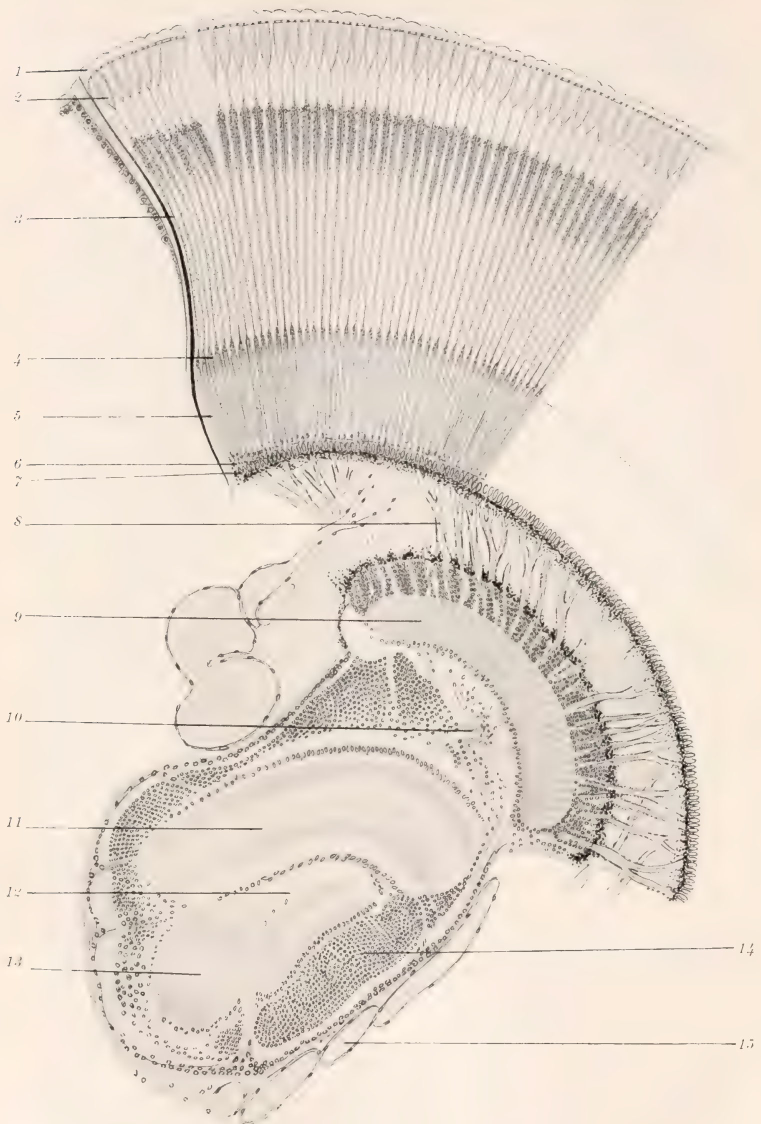


Fig. 41.

Fig. 41. **Deilephila Euphorbiae** (Sphingide). Vertikalschnitt durch das Auge und das Ganglion opticum. Vergr. 75 : 1. *1* Hornhäute, *2* Kristallkegel, *3* Retinulafasern mit den zwischenliegenden, dreieckig prismatischen Zellen, *4* Kerne der Sehzellen, *5* die in ihrer unteren Partie verdickten Retinulae, *6* Basalmembran, *7* subbasale Zellen, *8* Nervenplexus, *9* äußere Medullarmasse, *10* äußeres Chiasma, *11* mittlere Medullarmasse, *12* inneres Chiasma, *13* innere Medullarmasse, *14* äußere Zellenschicht, *15* Tracheen. (Nach einem Präparat von N. POPOFF.)

ist öfters in zwei Schichten geteilt, eine oberflächliche und eine tiefere, die chemischen Reaktiven gegenüber ein verschiedenes Verhalten der Färbung zeigen. Bisweilen ist jede Corneula, für sich allein genommen, umgeben von einer dunkleren Zone, welche sie mehr oder weniger völlig isoliert gegenüber den benachbarten. Diese Disposition gelangt namentlich bei den Dipteren zur Beobachtung.

Unter der Corneula findet sich an den am meisten typischen Augen (euconische Augen von GRENACHER) ein Kristallkegel, welcher aus vier lichtbrechenden Stücken besteht, die kreuzartig angeordnet und im Sinne der Achse des Ommatidiums aufgereiht sind. Der aus einer Cytoplasmadifferenzierung hervorgegangene Kristallkegel wird von vier Zellen erzeugt, welche seit CLAPARÈDE mit dem Namen SEMPERsche Zellen bezeichnet werden. Diese Zellen, welche den Kegel wie eine Scheide umhüllen und in den euconischen Augen ihren Kern unter der Corneula liegen haben, geben wahrscheinlich auch die Veranlassung zur Bildung dieser selbst. Nach KIRCHHOFFER (1908) sind z. B. bei Dermestes die Pigmentzellen bei der Bildung der Hornhäute ebenfalls beteiligt.

Man unterscheidet ferner in den Zwischenräumen der Kegel Haupt- und Nebenpigmentzellen. Die Hauptpigmentzellen (gewöhnlich in Zwei- oder Vierzahl), links und rechts neben den lichtbrechenden Apparat gestellt, bilden einen schwärzlichen Kragen, welcher, die Retinulafiber da verengend, wo diese an den Kegel ansetzt, die Rolle einer Iris übernimmt. Die akzessorischen Pigmentzellen, zahlreicher und von verlängerter Form, umgeben den lichtbrechenden Apparat nach Art eines Kragens. Das Auge von Aeschna beispielsweise zeigt um jeden Kegel herum ungefähr 30 langgestreckte Zellen, von welchen jede 3—4 Reihen von rundlichen braunen Körnchen aufweist.

Bei Oryctes rhinoceros (nächtlich lebendem Käfer) bilden die akzessorischen Zellen einen pigmentierten Kragen rings um die Kegel; anderwärts verlängern sich dieselben Zellen längs der Retinulae in Gestalt langgestreckter farbloser Filamente.

Bei den Sphingiden nehmen die akzessorischen Zellen (auch „Schaltzellen" genannt) die Gestalt großer, dreiseitig prismatischer Elemente an, welche genau die Zwischenräume zwischen den Retinulafasern ausfüllen. Kleinere Pigmentzellen werden auch auf der Höhe der Basalmembran beobachtet, sowie in der oberflächlichen Ganglionschicht.

Der rezipierende Apparat begreift für jedes Ommatidium ein Zellenbündel, welches unter dem Namen Retinula bekannt ist und innerhalb desselben ein lichtbrechendes Gebilde, das Rhabdom oder Stäbchen. Die Zahl dieser Retinulazellen, welche bei Biene und Cicade 8 beträgt, beläuft sich indessen bei der Mehrzahl der Insekten bloß auf 7 oder 6. Zuweilen (zahlreiche Dipteren, Notonecta) ist eine der Zellen in die Mitte des Bündels gestellt, während die übrigen

6 sich rings herum anordnen. Bei Blatta, Gryllotalpa, Cybister, Carabus ist die Zahl der Sehzellen auf 4 reduziert infolge von Atrophie einiger Elemente.

Hervorgegangen aus cytoplasmatischer Differenzierung der Retinulazellen, wird das Rhabdom aus mehreren nebeneinander gestellten Stücken (Rhabdomeren) gebildet, deren Zahl derjenigen der Retinulazellen entspricht. Die Rhabdomeren sind bald zu einem einzigen Stücke (Rhabdom) verschmolzen, bald isoliert in Gestalt lichtbrechender Berandungen (Stiftchensäume), welche am Saume der korrespondierenden Zelle auftreten. Letzterer Modus gelangt namentlich bei den Dipteren zur Beobachtung[1]).

Bei Anwendung geeigneter Reaktive splittern die Rhabdomeren in übereinander gelagerten Plättchen auf nach Art derjenigen, welche die Kegel und Stäbchen der Vertebraten kennzeichnen.

Die Retinulazellen sind stets pigmentiert. Die Pigmentkörner dieser Zellen sind beweglich; sie verbreiten sich längs der Sehzellen (zum Teil in ölähnliche Tröpfchen verwandelt), wenn das Auge dem Sonnenschein ausgesetzt wird, und wandern nach der Oberfläche, wenn das Auge im Dunkeln gehalten wird. Die Wanderung farbiger Körnchen gelangt auch in der Schaltzelle zur Beobachtung (Exner 1889, Frl. Stefanovska 1890).

Die Fig. 42 A, welche sich auf Deilephila Euphorbiae (Sphingide) bezieht, stellt im Längsschnitt drei nebeneinander gestellte Ommatidien dar. Die Corneulae sind plankonvex. Unterhalb sind die kristallogenen Zellen ersichtlich, welche um den Kegel herum eine Scheide von gleicher Form hervorgehen lassen. Die Ziffer *2* bezeichnet die Kerne dieser Zellen. Der lichtbrechende Kegel, 90 μ lang, befindet sich an der durch die Ziffer *3* bezeichneten Stelle. Die auf dem Niveau der Ziffer *4* ersichtlichen Kerne gehören den in den Zwischenräumen liegenden Pigmentzellen an. Am Scheitel der Scheide, welche jeden einzelnen Kegel umgibt, endigt eine lange Faser (*5*), welche anscheinend aus dem Retinulabündel herkommend, die Verbindung zwischen dioptrischem Element und rezipierendem Element herstellt[2]). Die die Zwischenräume zwischen diesen Fibern einnehmenden, sehr großen, dreieckig prismatischen Schaltzellen sind schwach pigmentiert bei dieser Art; die Lage ihrer Kerne wird durch die Ziffer *6* angegeben. Eine feine Verlängerung, welche von jeder dieser Zellen abgeht (deutlich zu ersehen auf Fig. 42 D), inseriert an der Basalmembran.

Eine bemerkenswerte Tatsache ist, daß die unter Ziffer *5* bezeichneten Fibern bei den jungen Nymphen verhältnismäßig sehr kurz sind (Fig. 42 D). Erst späterhin, gegen das Ende der Puppenperiode, erreichen sie ihre definitive Länge. Die beiden zylindrisch-konischen Körper, welche zwischen den Ziffern *7* und *10* gelegen

---

1) Isolierte Rhabdomeren nimmt man außerdem wahr in den Sehzellen, welche in den Ocellen vorhanden sind.

2) Die 4 fadenförmigen Verlängerungen, welche bei der Languste aus den Kristallkegeln hervorgehen und, zwischen die Retinulazellen eindringend, an der Basalmembran endigen (Viallanes), sind bisher bei den Insekten noch nicht wahrgenommen worden. Vielleicht könnte indessen eine Annäherung der Verhältnisse vorliegen in der Verlängerung der Kegel bei der Languste einerseits und der sehr langen Faser, die bei Vanessa *io* die Kontinuität zwischen Retinula und Kegel herstellt, andererseits.

sind, stellen 2 Retinulae dar, wovon jede aus 6 Zellen zusammengesetzt ist. Diese stark pigmentierten Zellen (Sehzellen) haben ihre Kerne in der Weise angeordnet, wie es durch die Ziffer 7 veranschaulicht wird. Das Rhabdom, welches in das Innere des Bündels eingetaucht ist, kann leichter auf Querschnitten ersichtlich gemacht werden.

Die spindelförmigen Gebilde, welche sich auf der Höhe der Ziffer *9* eingezeichnet finden, sind zurzeit von noch unbekannter Natur. Man kann sie als Basalzellen bezeichnen. Vielleicht stellt jedes dieser Elemente eine atrophische, bloß in ihrer tiefer gelegenen Partie erhaltene Sehzelle dar.

Die in eine Reihe gestellten Zellen, die durch die Ziffer *11* hervorgehoben werden, gehören nicht mehr der Retina an, sondern der oberen Ganglionschicht. Die Grenzschicht (*10*) ist oberhalb derselben gelagert. Jene, hier subbasale Zellen genannten Elemente, bieten die Eigentümlichkeit dar, daß sie von den aufsteigenden Tracheenstämmen durchbohrt sind. (Vide: Bugnion et Popoff, Archives d'Anat. micr., 1914.)

Die Retinulae sind, in einiger Entfernung über der Basalschicht, voneinander durch feine längsgerichtete und pinselartig angeordnete Tracheen getrennt (Fig. 42 C). Aus stärkeren Aesten, welche die Grenzschicht durchlaufen, ihren Ursprung nehmend, steigen diese Tracheen nicht bis zur Höhe der Retinulakerne empor, sondern bleiben auf einer scharf begrenzten Linie zurück. Nach Hesse findet sich da eine zarte Membran (Schaltmembran), parallel zur Basalschicht ausgebreitet.

Die auf denselben Sphingiden bezüglichen Querschnitte (Fig. 42 B) entsprechen den auf dem Längsschnitte durch die Buchstaben *a, b, c, d, e, f, g, h* bezeichneten Ebenen. Bei *a* gewahrt man die regelmäßig hexagonalen Corneulae. Die Kristallkegel (*b*) zeigen ihre 4 lichtbrechenden, kreuzförmig gestellten und von einer dünnen cytoplasmatischen Schicht umgebenen Segmente. Die Zeichnung *c* zeigt die Schaltzellen in Gestalt dreiseitiger Prismen, zu Gruppen von 6 angeordnet in der Art, daß um die Retinulafasern ein streng geometrisches, hexagonales Zeichnungsbild entsteht. Außerdem ist zu sehen, daß jede dieser Zellen gleichzeitig drei Systemen zugehört. Die Retinulafaser erscheint, bei Hämatoxylin-Alaunfärbung, als ein innerhalb eines hellen Kreises liegender dunkler Punkt. Der Schnitt *d* zeigt die in der Region der Kerne durchschnittenen Retinulae. Die Sehzellen sind, wie ersichtlich, zu je 6 in jedem Bündel vorhanden. Der Schnitt *e* gestattet einen Einblick in die Struktur der Rhabdome zu gewinnen. Die in ihrer zentralen Partie verschmolzenen Rhabdomeren bilden eine auf ihrem Umfange rinnenartig geriefte Säule. Die graulichen Partien, welche einwärts von den Rinnen gelegen sind, entsprechen den nicht differenzierten cytoplasmatischen Gewebsteilen. Der Schnitt *f* hat die Retina in der Zone der Tracheen getroffen. Diese außerordentlich dicht zusammengedrängten Tracheen bilden um jede Retinula herum mehrfache konzentrische Reihen. Die Rhabdome weisen auf diesem Niveau weniger hohe Leisten auf. Auf der Zeichnung *g* erblickt man 12 Retinulae, welche unterhalb der Rhabdome durchschnitten sind. Ihre zentrale Partie ist durch Hämalaun violett gefärbt. Die Tracheenpinsel treten hier weniger deutlich hervor. Der Schnitt *h*, etwas schief geführt, läßt zweierlei Sorten

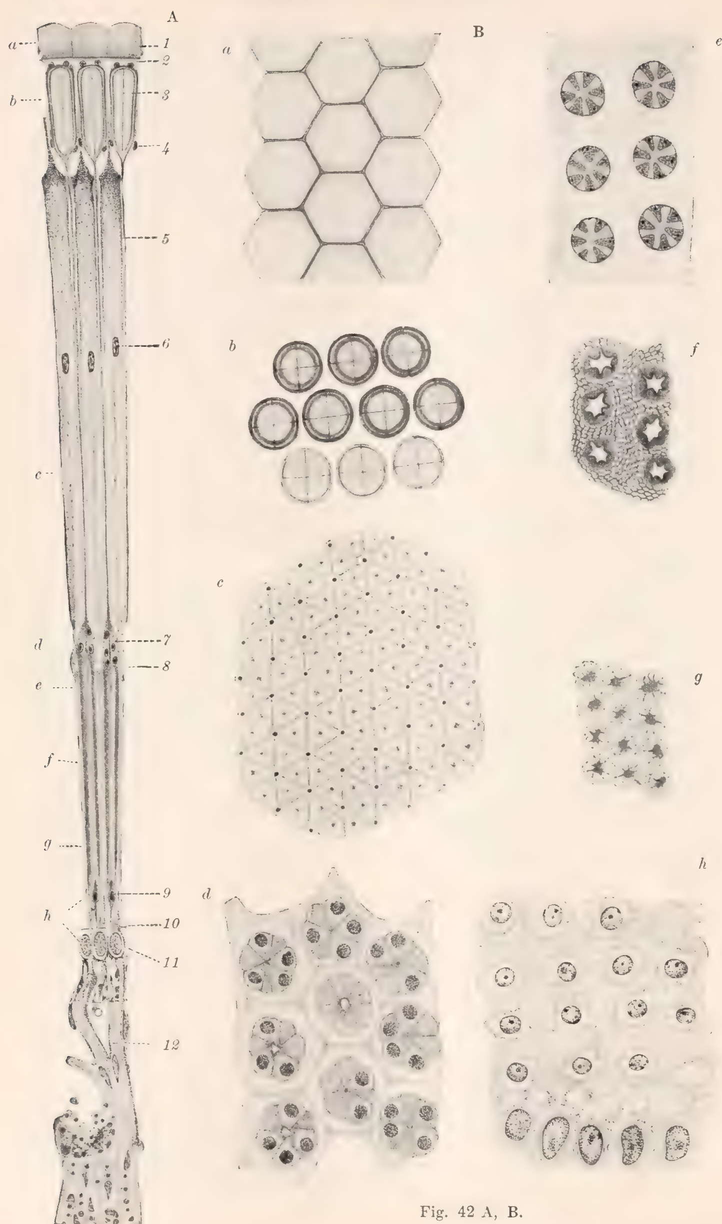


Fig. 42 A, B.

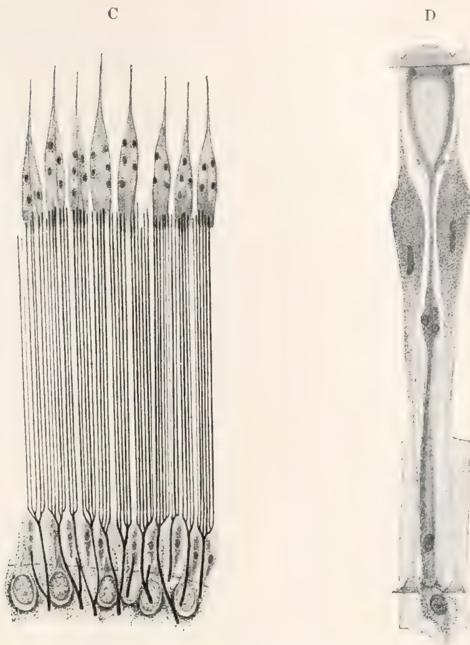


Fig. 42 C, D. Auge von **Deilephila Euphorbiae.**

A Vertikalschnitt, Vergr. 200 : 1. *1* Hornhäute, den hexagonalen Facetten entsprechend, *2* SEMPERsche Kerne, den Mutterzellen der Kristallkegel angehörend, *3* Kristallkegel, *4* Kerne der oberen Pigmentzellen, *5* Faser des Kristallkegels, unten in die Retinula übergehend, *6* Kerne der pigmentführenden Zwischenzellen, *7* Kerne der hier etwas verdickten Retinulae, *8* obere Grenze der Tracheenschicht, *9* Basalzelle mit ihrem Kern, *10* Membrana limitans, *11* subbasale Zellen, *12* plexusartiger äußerer Teil des Ganglion.

B Querschnitte in verschiedenen Höhen, den Buchstaben entsprechend. *a* Hornhäute, *b* Kristallkegel, *c* Retinulafasern (als schwarze Punkte erscheinend) mit den pigmentführenden dreieckigen Zwischenzellen, *d* die Retinulazellen, je zu sechs das Rhabdom scheidenartig umfassend, *e* verdickte, sechs vorspringende Kanten bildende Rhabdomeren, die Zwischenräume durch die verjüngten Retinulazellen ausgefüllt, *f* etwas tiefer geführter Schnitt, die Tracheen durch die BIELKOWSKY-Methode deutlich gemacht, *g* die Retinulae unterhalb der Rhabdome durchgeschnitten (die Tracheen undeutlich), *h* schiefer Schnitt, oben die Kerne der Basalzellen, unten (in einer Reihe) Kerne, welche den subbasalen Zellen angehören (*a b c g* Vergr. 372 : 1, *d e f h* Vergr. 744 : 1).

C Aeltere Puppe desselben Schmetterlings. Vertikalschnitt durch die tiefere Partie des Auges. Die Tracheen durch die BIELKOWSKY-Methode deutlich gemacht. Vergr. 280 : 1.

D Jüngere Puppe. Vertikalschnitt durch das ganze, noch relativ dünne Auge. Vergr. 310 : 1. (Nach Präparaten von N. POPOFF.)

von Elementen erkennen; die einen in der oberen Partie (4 Reihen) sind Basalzellen, die anderen (eine Reihe) gehören der peripherischen (subbasalen) Schicht des Ganglions an.

Das Auge von Oryctes rhinoceros zeigt ebenfalls sehr langgestreckte Retinulae mit einem angeschwollenen, proximalen Abschnitt und einem distalen, verdünnten. Die Struktur weicht indessen von der vorhin beschriebenen darin ab, daß der dünnere Abschnitt unterhalb des Kegels zu einer keulenförmigen Stelle anschwillt. In dieser Anschwellung sind die Kerne enthalten. Ein weiterer Unterschied besteht in dem Umstande, daß die Schaltzellen kleiner und zahlreicher sind.

Bei den Dipteren (Musciden) sind die Zwischenräume zwischen den Retinulae von Luftsäcken angefüllt, welche entweder unterhalb der Kegel endigen, eine abgerundete Endpartie aufweisend (Eristalis) oder höher aufsteigend, mehr spitz auslaufen (Calliphora).

Die Fulgora maculata (Homopt.) besitzt nackte Retinulae (ohne Schaltzellen), welche einfach in die Lymphe eingetaucht sind. Aus 6 Zellen zusammengesetzt, bieten sie auf dem Schnitte den Anblick von hübschen 6-teiligen Rosetten dar. Eine ähnliche Disposition wird, nach Grenacher, auch bei der Cicade und bei der Biene beobachtet, mit dem Unterschiede, daß die Retinulasäule aus 8 Zellen aufgebaut wird. Dementsprechend sieht man auf dem Querschnitte 8-teilige Rosetten.

Nach Vigier (1904) besitzen die Odonaten einen Akkommodationsapparat, welcher aus 2 Teilen besteht: einem elastischen und ausdehnungsfähigen und einem kontraktilen. Den ersteren setzen Tracheen mit äußerst feiner Spiralfalte zusammen, welche durch die Basalmembran eintreten und die Zwischenräume zwischen den Ommatidien einnehmend, bis zu den Kristallkegeln reichen. Diese Tracheen sind von Myofibrillen eingehüllt, welche bis zur Mitte des Auges herabsteigen und sich anderseits an die innere Schicht der Cornea ansetzen. Durch ihre Kontraktion bewirken diese Myofibrillen, indem sie die Biegung der Augenoberfläche verringern, eine Verkürzung des distalen Ommatidiumendes, namentlich der Kristallkegel. Die Tracheen wirken durch ihre Elastizität und die in ihnen enthaltene komprimierte Luft in entgegengesetztem Sinne (Deegener, in Schröders Handbuch).

Die mit einem Kristallkegel ausgestatteten Augen sind von Grenacher (1879) mit dem Namen eucone bezeichnet worden. Es ist die Form, welche bei den Orthopteren (ausgenommen Forficuliden), Odonaten, Ephemeriden, Phryganiden, Hemerobiiden (Chrysopa), Lepidopteren, bei der Biene und anderen Hymenopteren, bei der Cicade und der Fulgora, bei Larve und Imago von Corethra plumicornis (Dipt.) und unter den Coleopteren bei den Cicindeliden, Carabiden, Dytisciden, Scarabaeiden vorgefunden wird.

Eine zweite Klasse (acone Augen) umfaßt die Sehorgane, bei welchen der Kristallkegel durch mehr oder weniger heruntergelegte und unterhalb der Corneula angebrachte Zellen ersetzt wird. Diese Zellen entsprechen den kristallogenen Zellen der euconen Augen, doch mit dem Unterschiede, daß sie keinen lichtbrechenden Abschnitt bilden. Die aconen Augen werden bei verschiedenen Dipteren (Tipula, Culex, Ctenophora) gefunden, ferner bei der Mehrzahl der Hemipteren (unter anderen bei Notonecta), den Forficuliden, unter den

Coleopteren bei Meloë, Tenebrio, den Curculioniden, Coccinelliden, Histeriden, Silphiden und Staphyliniden.

Eine dritte Klasse endlich (pseudocone Augen) begreift die Sehorgane, bei welchen der Kegel durch eine halbflüssige Substanz ersetzt ist, die sich unterhalb der Corneula befindet innerhalb einer zylindrischen Höhlung, welche durch zwei mit ihren Rändern aneinanderstoßende Hauptpigmentzellen begrenzt wird. Die 4 SEMPERschen Zellen befinden sich bei den Augen dieser Kategorie unterhalb der halbflüssigen Substanz. Pseudocone Augen sind anzutreffen bei den Diptera brachycera (Musca, Calliphora, Tabanus, Sarcophaga, Syrphus).

Immerhin lassen sich zwischen den aufgeführten Augenformen mehrfache Uebergänge beobachten, welche die Anwendung der GRENACHERschen Einteilung zuweilen schwierig gestalten. Obendrein wird bei verschiedenen Insekten (Byrrhus, Dermestes, Elater) ein Kegel von cornealem Ursprung wahrgenommen, welcher der Tiefseite der Corneula anhaftet und in Gestalt eines Zapfens unten vorsteht. Die Augen dieser Kategorie (von KIRCHHOFFER untersucht) lassen sich offenbar in keiner der drei vorigen Gruppen unterbringen und bilden eher eine Gruppe für sich.

Bei den Dipteren (Musca, Eristalis) erreichen die Retinulaezellen (7 an der Zahl) beinahe den Scheitel des Kegels. Die 7 voneinander unabhängig gebliebenen Rhabdomeren endigen auf diesem Niveau mit einer Art von Keule, welche aus einer stark lichtbrechenden Substanz besteht (CIACCIO 1876). Die 7 Keulen begeben sich, nachdem sie den Irisring durchquert, in einen kleinen Trichter, welcher von den 4 kristallogenen Zellen begrenzt wird, und gelangen zur Verbindung mit dem Pseudoconus. Eine niedrige Kante (Kittleiste), welche sich auf diesem Niveau erhebt, teilt den Scheitel der Retinula in 7 getrennte Felder, welche wahrscheinlich unterschiedene Reize aufnehmen.

Die Weiterleitung von Lichtempfindungen wird vermittelst einer Nervenfaser bewerkstelligt, die, hervorgegangen aus jeder Retinulazelle, die Basalmembran durchsetzt und sich mit einer Ganglienzelle der peripherischen Schicht des Ganglions verbindet. Diese letzteren Elemente (unipolare) lassen einen Achsenstrang hervorgehen, welcher zunächst eine erste Ganglienschicht durchsetzt und in der Tiefe durch das äußere Chiasma eine zweite Ganglienschicht erreicht. Der Achsenfaden der perioptischen Zelle ist an der Stelle, wo er die erste Schicht durchsetzt, von birnförmigen Anhängen besetzt (Axidendriten). Mit diesen Anhängen tritt die retinuläre Faser in Kontakt.

Man ersieht fernerhin, daß die 7 Retinulaefasern, welche aus einem und demselben Ommatidium hervorgehen und anfangs zu einem Bündel vereinigt sind, sich bald aufspalten und neue Beziehungen eingehen. Es bilden sich neue Gruppen, welche zwar abermals 7 Retinulaefasern aufweisen, aber diese Fasern entstammen den homologen Rhabdomeren der 7 benachbarten Ommatidien.

Diese Gebilde, („Neurommatidien“ von VIALLANES) begreifen andererseits zwei perioptische, gewöhnlich innen gelegene Axone. Da die von den 7 Retinulafasern herbeigeleiteten Sinnesreize von den beiden perioptischen Fasern zusammengefaßt werden, kommt auf diesem

Niveau eine Reduktion der optischen Wege gleichzeitig mit einer Verschmelzung homologer Eindrücke zustande. Diese bei den Dipteren konstatierten Verhältnisse bestehen wahrscheinlich bei der Gesamtheit der Insekten.

Die Retinulazelle muß, nach dem Vorausgehenden, als ein wahres Neuron bezeichnet werden, bestehend aus einem Zellkörper und einem Axon, vergleichbar mit den Tastneuronen der Insekten, Lumbriciden etc. oder auch mit den Geruchsneuronen der Vertebraten. Der charakteristische Zug des Retinulaneurons besteht darin, daß es zum Zwecke der Perzeption von Lichtempfindungen in einen spezifischen Rezeptionsteil, das Rhabdomer differenziert ist (nach Vigier 1908—1909).

Man vermag durch eine mit dem Rasiermesser ausgeführte Abtrennung der Cornea eines Insektes samt unterhalb gelegenen Kegeln ein Präparat herzustellen, welches, unter das Mikroskop genommen, in jeder Corneula ein vollständiges umgekehrtes Bild der umstehenden Gegenstände liefert. Diese schon von Leeuwenhoek (1678) gemachte Beobachtung ist seither oft wiederholt worden. Gleichwohl ist nicht anzunehmen, daß das Bild in dieser Form vom Insekt wahrgenommen werde, da die Pigmentscheiden mit ihrer unterhalb des Kristallkegels gelegenen Verengerung die seitlichen und schrägen Strahlen ausschließen und nur die zentralen durchlassen. Jedes einzelne Rhabdom nimmt also nur einen Punkt der Außenwelt wahr, einen Lichtpunkt, der den zentralen Strahlen entspricht. Diese Punkte bilden zusammen eine regelmäßige Mosaik (wie in unserer Retina) und damit ein mehr oder weniger deutliches Bild, das seinerseits vom Gehirn perzipiert wird (Müllersche Theorie des musivischen Sehens). Die Sehschärfe steigert sich natürlich mit der Zahl der Fazetten, der eine entsprechend erhöhte Zahl der distinkten Einzelwahrnehmungen entspricht.

Wenn, wie aus den Arbeiten von Vigier hervorzugehen scheint, die 7 Rhabdome, welche (bei Musca) in einer Retinula enthalten sind, 7 verschiedene Punkte der umstehenden Objekte wahrnehmen, muß die Sehschärfe des Insektes dadurch wesentlich gesteigert werden. Insekten, welche, wie die Libellen, ihre Beute in raschem Fluge erhaschen, erfreuen sich bekanntlich eines vorzüglichen Sehvermögens.

Lubbock hat durch Experimente für die Bienen nachgewiesen, daß sie ein Unterscheidungsvermögen für Farben besitzen, und auf der diesbezüglichen empirischen Voraussetzung beruht ja die mancherorts auf dem Lande bestehende Gewohnheit, die Umgebung der Anflugslöcher der einzelnen Bienenstöcke eines Standes mit grellen Farben zu bemalen. Nach Forel scheinen die Wespen Farbenunterschiede nur sehr wenig zu bemerken, Form und Ort um so deutlicher, während die Hummeln (Bombus) Farben viel intensiver empfinden als Formen.

Hinsichtlich des Sehens von Bewegungen kommt Exner zu der Auffassung, daß das Wirbeltierauge in vollkommener Weise dem Erkennen von Formen der äußeren Objekte, das Insektenauge in ebenso vollkommener Weise dem Erkennen von Veränderungen an den Objekten dient. Daß die Insekten tatsächlich bewegte Gegenstände leichter wahrnehmen, ist eine durch tägliche Erfahrung bestätigte Erscheinung. Uebrigens sind auch unter den Wirbeltieren, z. B. Batrachiern und Geckonen, ähnliche Beobachtungen zu machen.

Retinaltapetum. Den Augen nächtlicher Insekten (Sphingiden, Bombyciden, Noctuiden, *Oryctes rhinoceros*, *Xylotrupes gedeon*, *Catharsius molossus*) ist ein merkwürdiges Leuchten eigen, daß demjenigen nächtlicher Säugetiere (z. B. der Feliden) und Vögel zu vergleichen ist. Sie glänzen in schön rubinrotem oder goldgelbem Lichte, sobald sie im Halbdunkel schwach erleuchtet werden. Diese Augen unterscheiden sich in folgenden Punkten von denen der Tagtiere: 1) die sehr langen Retinulae sind im basalen Teil verdickt, was sich aus dem Palisadenbild auf dem Durchschnitt ergibt, distalwärts dagegen fadenförmig ausgezogen, sehr stark verschmälert; 2) ihre Basalteile sind von zahlreichen Tracheen umgeben, welche imstande sind, das Licht zu reflektieren; 3) die Menge der Pigmentkörner in den Seh- und Pigmentzellen ist geringer, die Körner sind mehr beweglich; 4) die Retina ist im lebenden Zustande mit einer besonderen rötlichen oder gelben Substanz imprägniert (Erythropsin, Xanthopsin). Ferner sind bei einzelnen Insekten (Sphingiden) kleine Kristalle oder glänzende Partikelchen in den Sehzellen beobachtet worden. Die Gesamtheit dieser Struktur ergibt ein retinales Tapetum, welches dem choroidalen Tapetum der Säugetiere gleichzustellen ist. Da diese Verhältnisse sich ausschließlich bei nächtlichen Arten vorfinden, läßt daraus schließen, daß sie zur Verschärfung des Sehens im Halbdunkel dienlich sind.

Die Funktion des Tapetum besteht darin, das Licht, welches durch die lichtempfindlichen Teile hindurchgegangen ist, so zurückzuwerfen, daß es noch ein zweites Mal nutzbar wird, also die Netzhauterregung vergrößert (Deegener, in Schröders Handbuch).

Damit der Reflex erzeugt werde, muß sich das Insekt in normaler und lebenskräftiger Verfassung befinden, nicht etwa durch Hunger oder Gefangenschaft geschwächt sein, eine Beobachtung, welche schon im Jahre 1877 von Kühne gemacht worden ist.

Gehörorgane.

Die Gehörorgane der Hexapoden verteilen sich auf dreierlei Typen: 1) chordotonale, 2) tympanale, 3) Johnston'sche Organe. In dieser Reihenfolge liegt eine Stufenleiter vom Einfachen und räumlich Allgemeinen zum Komplizierteren und räumlich Lokalisierten ausgesprochen. Die beiden ersteren Typen kommen der Körperoberfläche in der Art und Weise zu, daß die chordotonalen über eine Mehrzahl von Stellen verschiedener Segmente, wenn auch nicht regellos, verteilt auftreten, während die tympanalen, soweit bisher bekannt, entweder am Körperstamme auf eine bestimmte Stelle an den Seiten des ersten Hinterleibssegmentes oder auf gewisse Stellen an den Tibien der Vorderbeine beschränkt sind. In ähnlicher Weise ist der dritte Typus, das Johnstonsche Organ, bloß auf das 2. Fühlerglied vieler Insekten (exkl. Orthopteren) beschränkt. Graber unterschied je nach der Lagerung zwischen truncalen (dem Rumpfe zukommenden) und membralen (den Gliedmaßen zugehörigen) Gehörorganen. Nach dieser Unterscheidung entfallen chordotonale und die eine Hälfte der tympanalen, nämlich diejenigen der Acridier (Feldheuschrecken) auf die Abteilung der truncalen, während die andere Hälfte der tympanalen, d. h. diejenigen der Locustiden (Laubheuschrecken) und der dritte Typus (Johnstonsches Organ) sich in die Abteilung der membralen einreiht.

I. Chordotonale Organe. Sie stellen den einfachsten Typus dar, das zum Verständnis der anderen nützliche Ausgangsstadium. Ursprünglich von Leydig (1864) entdeckt, späterhin von Graber (1875—1882) eingehend untersucht, sind sie seither von neueren Forschern, namentlich von Bolles Lee (1884) und Radl (1905), abermals gründlich studiert worden.

Als ein vorteilhaftes Untersuchungsobjekt, an dem der feinere Bau dieser Sinnesorgane gut geprüft werden kann, im Zusammenhang mit der gesamten Körperstruktur, sind die frischen, im Wasser lebenden Larven von Mückenarten, hauptsächlich die von Corethra anzuempfehlen (4.—10. Segment). Sie haben denn auch von jeher als klassisches Beispiel gegolten (Fig. 43 A u. B).

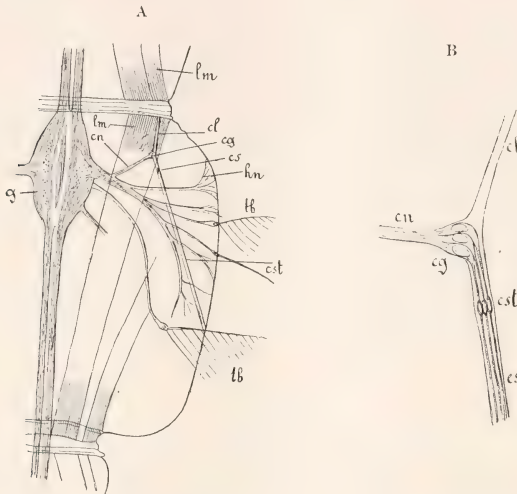


Fig. 43 A. Rechte Hälfte des 8. Rumpfsegmentes einer älteren Larve von **Corethra plumicornis**; Nervensystem und Sinnesorgane (nach N. Graber). *g* Ganglion des Bauchmarks, *lm* Längsmuskeln, *cn* Chordotonalnerv, *cl* Chordotonalligament, *cg* Chordotonalganglion, *cs* Stifte des Chordotonalorganes, *cst* Chordotonalstrang, *tb* Tastborsten, *hn* ausfasernde Hautnerven.

Fig. 43 B. Das Chordotonalorgan der Fig. 43 A, stärker vergrößert. *cl* Chordotonalligament, *cn* Chordotonalnerv, *cg* Chordotonalganglion, *cst* Chordotonalstifte, *es* Endschlauch.

Das hierbei sich uns darbietende Bild ist regelmäßig folgendes: In leicht schräger Richtung von vorn-innen und nach hinten-außen sehen wir einen blassen Faden verlaufen, welcher nach Art einer straffen Saite zwischen Vorderrand des Segmentes und einer beträchtlich weiter hinten liegenden Stelle der Hautoberfläche desselben Segmentes ausgespannt ist. Von innen tritt an denselben, etwa beim ersten Sechstel seiner Ausdehnung unter einem rechten Winkel einfallend, ein zarter Nervenfaserstrang heran, welcher als vorderster Lateralzweig aus dem Bauchganglion des Hauptnervenstammes seinen

Ursprung nimmt. Das Knie der rechtwinkeligen Knickungsstelle wird durch einen am Vorderrande des Segmentes inserierenden dritten Strang in straffer Suspension erhalten; er wird als Chordotonalligament bezeichnet. Doch wichtiger sind die beiden anderen Strecken. Da, wo der Nervenstrang in die Knickungsstelle eintritt, verbreitert er sich zu einem mehrzelligen kleinen Ganglion. Jede dieser Ganglionzellen entsendet zu einer gewissen benachbarten, innerhalb des röhrigen Chordotonalfadens gelegenen Stelle eine feine Nervenfaser, die den Namen „proximale Chorda“ bekommen hat. An jener kritischen Stelle verdickt sich jeweils jede herantretende Nervenchorda zu einem kuppenartig gewölbten Nervenendkörperchen, das oben auf seinem distalen Scheitel ein stiftförmiges Gebilde aufsitzen hat. Auf dieser entgegengesetzten, distalen Seite der anscheinend eine Hohlkugel darstellenden Nervenanschwellungsknospe setzt sich dann ein ähnlich beschaffenes Bündel distaler Chordafasern an, welches innerhalb des Chordotonalrohres unter Beibehaltung der Parallelrichtung zur peripherischen Hautansatzstelle verläuft als sogenannter „Endfaden“. Ohne auf die komplizierte histologische Struktur der Nervenendkörperchen und der ihnen aufsitzenden stiftförmigen Gebilde eintreten zu können, sei mitgeteilt, daß diese nervösen knospenartigen Verdickungen wegen ihrer Keulengestalt als Scolopophoren bezeichnet werden. Je nach der Anzahl dieser an einer und derselben Stelle vergesellschafteten, in der Regel aber zahlreichen Gebilde, pflegt man dann von mono-, tri-, tetra-, hexa- und polyscolopischen Chordotonalapparaten zu sprechen.

Früher hatte man der Anschauung von Graber zugeneigt, wonach ein Chordotonalorgan niemals zwischen zwei Hautstellen benachbarter, gegeneinander beweglicher Glieder des Stammes oder der Gliedmaßen, sondern stets innerhalb zwei starrer Fixpunkte des Integumentes ausgespannt sei. Gegen diese Ansicht macht neuerdings Radl, wie uns dünkt, mit Recht geltend, daß bei den in den Fühlern, im Kopf, in den Leibessegmenten, den Füßen und den Schwanzanhängen vorkommenden Chordotonalorganen zwar stets das proximale Ende an einem indifferenten Fixpunkte ansetzte, daß aber das distale jedoch ebenso gesetzmäßig inmitten stark mit Muskeln versehener Partien der Körperwand inseriere. Da sie je nach der augenblicklichen Lage und Drehung des betreffenden Körperabschnittes verschiedenen Spannungsbedingungen unterworfen sind, können sie nicht wohl bloß auf einen einzigen Ton abgestimmt sein. „Es gibt (contra Graber) keine Chordotonalorgane, welche statt der proximalen Befestigung nur ihren Nerv hätten. Die Chordotonalorgane haben einige Aehnlichkeit mit denjenigen Muskeln, welche besonders in den Gliedmaßen der Arthropoden vorkommen und welche an ihrem distalen Ende in eine lange Sehne auslaufen; einige Tatsachen scheinen dafür zu sprechen, daß es direkte Uebergänge zwischen solchen Muskeln und den Chordotonalorganen gibt.“ Wichtig ist es jedenfalls zur qualitativen Beurteilung des von den Chordotonalorganen vermittelten, sicherlich primitiven Hörvermögens, daß solche Organe sowohl bei wasserbewohnenden Insektenlarven, als auch bei in Früchten eingeschlossenen Blattwicklerraupen (Tortriciden) und in anderen Gliedertieren parasitisch lebenden Larven zum Teil recht wohlentwickelt sind.

Allgemein ausgedrückt, dürfte die Funktion der Chordotonalorgane darin bestehen, daß Schallwellen bzw. Schwingungen des um-

gebenden Mediums die äußere Körperhaut treffen, und daß von diesen die Chordotonalsaite zum Mitschwingen veranlaßt wird; vermöge des Nervenendstiftapparates der vorgenannten „Scolopophoren“ wird so eine Schwingungs- resp. Schallperzeption einfachster Art ermöglicht.

II. Tympanale Organe. Wir haben bereits angedeutet, daß in den tympanalen Gehörorganen ein höher entwickelter Typus vorliegt, der aber seinem Wesen nach nicht etwas Verschiedenes, sondern bloß einen Fortschritt auf der Basis des vorigen bedeutet. Tatsächlich sind am Aufbau der tympanalen Organe dieselben Gewebselemente beteiligt, anders verhalten sich nur ihre Anordnung und ihre örtliche Lagerung.

Die prinzipielle Unterschied beruht eigentlich einzig nur in dem schon durch den Namen angedeuteten Verhalten: was schwingt, ist, anstatt einer Saite (Chorda), jetzt ein Trommelfell (Tympanum). Etwas präziser können wir die tympanalen Gehörorgane definieren, als histologisch nach dem Typus der chordotonalen Nervenendigungsapparate gebaute, indessen größere Vergesellschaftungen von Scolopophoren, welche aber eine mehr äußerliche, in Körperoberflächennähe verlegte Lagerung aufweisen und mit einem Trommelfell, das eventuell über einer Resonanzhöhle liegen kann, in unmittelbarer Verbindung stehen. Es sei bei dieser Gelegenheit an den Umstand erinnert, daß es überhaupt die Verwandtschaft der früher bekannt gewordenen tympanalen Organe gewesen ist, welche zur Deutung der chordotonalen als Gehörorgane geführt hat. Aus bisherigem und folgendem dürfte überzeugend hervorgehen, daß ihr gegenseitiges Verhältnis demjenigen zweier auf gleichem Entwickelungswege befindlichen Etappen entspricht.

Am längsten bekannt, wenigstens nach ihren gröberen anatomischen Verhältnissen, sind die Tympanalorgane bei den Orthoptera saltatoria, speziell den Heuschrecken, wo sie bei beiden Geschlechtern auftreten. Seither sind sie auch bei den Hemipteren nachgewiesen und genauer untersucht worden, namentlich bei Angehörigen der Gattung Corixa.

Die erste gründliche Untersuchung eines solchen Organs wurde von Graber an Caloptenus italicus vorgenommen und mit guten Abbildungen versehen veröffentlicht. Es ist dies ein kleineres, rötlichgelbes Tier, leicht kenntlich durch die leuchtend roten Tarsen seiner Hinterbeine; über ganz Zentraleuropa häufig auf trockenen Wiesen und Grasplätzen. Die Acridier oder Feldheuschrecken, zu denen diese Art gehört, unterscheiden sich bekanntlich einerseits durch ihre kurzen Fühler und andererseits durch die sehr verdickten Sprungschenkel ihrer Hinterbeine. Bei den Acridiern ist nun das Tympanalorgan regelmäßig jederseits am ersten Abdominalsegment (Fig. 44). In neuerer Zeit hat sodann Schwabe (1996) das Tympanalorgan einläßlich bei einem anderen Acridier, dem auf feuchten Wiesen und an Bachgräben häufigen, schwarzbraunen, durch einen grünlichen Vorderrandstreifen am Flügel leicht kenntlichen Mecosthetus grossus studiert und durch gute Situs- und Detailfiguren illustriert.

Indem wir unserer Besprechung der Tympanalorgane der Acridier die Schilderung von Graber über Caloptenus italicus zugrunde legen, konstatieren wir, daß sie äußerlich als scharf umschriebene, rundlich-ovale Vertiefungen ausgeprägt sind, welche oberhalb des Hüft-

gelenkes bei emporgezogenem Flügel leicht in die Augen fallen. Das Organ besteht aus einem dünnen Häutchen, dem Trommelfell (Tympanum), das von einer rahmenförmigen Chitinverdickung eingefaßt wird. Zwischen völligem Freiliegen (wie bei der neotropischen Rhomalea) über das halb verdeckte (Mecostethus) bis zum beinahe völlig überwölbten und nur durch eine schmale Spalte sichtbaren Trommelfell (Stenobothrus) finden sich alle Uebergänge der allmählichen Einsenkung einer Trommelfelltasche in die Seite der Körperwand. Auf der Oberfläche des Tympanums erheben sich mehrere kleine Hartgebilde, die sogenannten „Trommelfellkörperchen“: zunächst eine stärker nach außen vorspringende, kegelförmige kurze Verdickung oder Wulst, „zapfenförmiges Körperchen“, von welcher zwei unter einem Winkel von annähernd 180° geneigte, länglich ge-

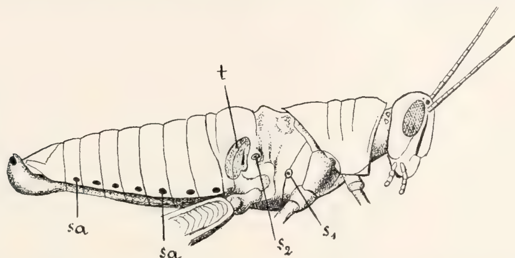


Fig. 44. Seitenansicht von **Acridium tartaricum**. s_1 Stigma des Mesothorax, s_2 Stigma des Metathorax, *sa* Stigmata des Abdomens, *t* Trommelfell des tympanalen Gehörorgans. (Nach FISCHER.)

streckte wulstige Leisten ausgehen, die sich aber allmählich verlaufen („stielförmiges“ und „rinnenförmiges“ Körperchen). Endlich sitzt in der Mitte zwischen beiden vorigen eine solide, gestielte Chitinperle das sogenannte „birnförmige Körperchen“.

Nicht ganz leicht hält es, sich über die feineren Verhältnisse der hinten und nach innen zu gelegenen Partie des truncalen Tympanalorganes der Acridier genaue Rechenschaft zu geben. Die älteren Originalfiguren GRABERS konnten in dieser Beziehung wegen ihres stark schematischen Charakters nicht völlig befriedrigen. Besser gelingt dies jetzt mit Benützung der von SCHWABE (1906) bezüglich eines Transversalschnittes vom Tympanalorgan von Mecostethus grossus gegebenen Abbildungen und den zugehörigen Detailfiguren. Die auf der ganzen Hinterseite des Tympanums, namentlich auf der Innenseite des „zapfenartigen Körperchens“ angebrachten, zahlreichen feinen Nervenendigungen (Scolopophoren) setzen nicht auf der Chitinmembran selbst an, sondern an den mosaikartig gruppierten Zellen ihrer Mutterlage. An jedes Endstiftchen aber tritt ein Rückleitungsfaden als distale Chorda heran (außen bindegewebige Umhüllung, innen Neurofibrillen). Die einzelnen Fäden sammeln sich zu einem außerordentlich feinen Bündel kabelartig gedrehter Strahlen, das nach hinten in einem glockenartigen Gebilde, dem sogenannten „MÜLLERschen Nervenganglion“, aufgeht, welches seinerseits durch einen kräftigeren nervösen Faserstrang mit dem großen Hinterbrustnerven-

knoten in Verbindung steht. Beachtenswert ist nun aber, daß sich zwischen Tympanum und glockenförmige Ganglienanschwellung eine beträchtlich ausgedehnte, durch eine Längsfurche in zwei Kammern geteilte Resonanzblase (Paukenhöhle) hineinzwängt, die vermöge eines in nächster Nachbarschaft befindlichen Tracheenstigmas mit Luft gefüllt wird. Endlich ist nachzutragen, daß das Tympanum durch einen unten schräg ansetzenden Muskel in verschiedenen Spannungsgrad versetzt werden kann.

Bei den mit langen Peitschenfühlern versehenen Laubheuschrecken (Locustiden) liegen die Tympanalorgane in den Schienen (Tibien) der Vorderbeine, und zwar dem tibio-femoralen Gelenkknie genähert; in Anbetracht dieser Lage wird denn auch die vordere proximale Partie als „Subgenualorgan" bezeichnet. Sie bestehen äußerlich aus zwei ovalen Membranen zu beiden Seiten der an jener Stelle etwas bauchig aufgetriebenen Vorderschienen und liegen bei

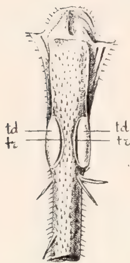


Fig. 45.

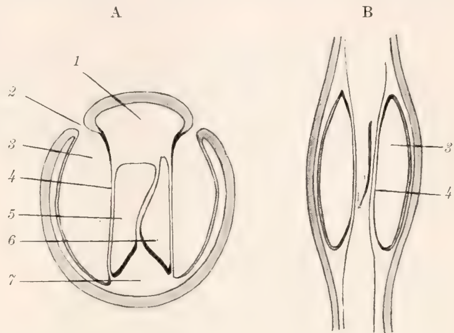


Fig. 46.

Fig. 45. Tibia des Vorderbeines von **Locusta viridissima.** *td* Trommelfelldeckel, *tr* Ritze zwischen dem Trommelfell und dem es bedeckenden Deckel. (Nach V. Graber.)

Fig. 46. Tympanalorgan der Locustiden. A Horizontalquerschnitt, B Längsschnitt durch die Tibia. *1* Blutkanal, *2* Spalte, *3* Trommelfellkapsel, *4* Trommelfell, *5* vordere, *6* hintere Tympanaltrachee, *7* Muskelkanal. (Nach Schwabe.)

manchen Gattungen (Meconema etc.) frei offen, wenn auch etwas versenkt, zutage. Bei der Gattung Acrometopa wird das Organ von einer gewölbten Schale teilweise bedeckt; bei den allermeisten Laubheuschrecken ist es von einem Chitindeckel so vollständig überwölbt, daß nur zwei enge, halbmondförmige Längsschlitze einen Zugang zu den Tympanis frei lassen.

Der Bau der tibialen Gehörorgane setzt der mikroskopischen Untersuchung weniger große Schwierigkeiten entgegen; er ist denn auch schon von Siebold (1844) und Graber (1872–1876) eingehend studiert, in neuerer Zeit namentlich von Adelung (1890) und Schwabe (1906) gründlich nachuntersucht worden.

Orientiert man sich zunächst über die gröberen topographischen Verhältnisse auf Quer- und Längsschnitten durch die fragliche Tibialregion, so sieht man, daß innerhalb der Verdickungsstelle

zunächst zwei linsenförmig gestreckte Blasen liegen, die proximale und die distale Trommelfellkapsel. Dieselben werden auseinandergehalten durch die sich zwischendurch drängenden und die Schienenmitte einnehmenden Tympanaltracheen, proximale und distale. Das bezeichnendste Merkmal am Aufbau der tibialen Gehörorgane der Laubheuschrecken besteht in ihrer flächenhaften Ausbreitung der Nervenendigungselemente, im Gegensatz zu den Acridiern (Feldheuschrecken), bei welchen die chordalen Endschläuche sich kabelartig zusammengedreht haben. Diese flächenhafte Anordnung ist denn auch schon von GRABER bezeichnenderweise als klaviersaitenartig beschrieben worden. Derselbe bezeichnet die Tibialorgane auch als „wahre Miniaturausgaben der Acridiertympana, merkwürdig vor allem dadurch, daß sich die Nervenenden nicht unmittelbar an die vibrierenden Membranen anheften".

Die vorgenannten neueren Autoren unterscheiden am Tibialapparat 3 Abschnitte: 1) Subgenualorgan oder Supratympanalorgan; 2) Zwischenorgan; 3) die Hörleiste (Crista acustica). Ersteres zeigt eine fächerartige Anordnung der querverlaufenden Sinneszellen; ihre zu einem Bündel vereinigten Endschläuche inserieren an einer eng umschriebenen Stelle hinter der Auftreibung der Tibienwand. Das aus einem kleineren Sinneszellhaufen bestehende Zwischenorgan und die kompliziertere Hörleiste nehmen eine zentrale und mit der Gliedmaßenachse übereinstimmende Lage ein. Ganz klaviersaitenartig mutet die Anordnung der Sinneszellen in der Crista acustica an. Zu einer Längsserie aufgereiht ziehen sie der Tracheenkante entlang, etwa 30 an der Zahl bei Decticus verrucivorus, von vorn nach hinten an Größe abnehmend, die stiftförmigen Köpfe der Nervenfaserendschläuche („Endblasen") direkt der Tympanaltrachee anliegend, die den Kern enthaltende Anschwellung der Sinneszelle mit ihrer rückleitenden Nervenchorda jeweils an einem längsverlaufenden Trageband angeheftet.

Rückblickend kann man nicht umhin, einerseits durch den größeren, truncalen Tympanalapparat der Acridier an das Trommelfell des höheren Wirbeltierohres mit seinen Gehörknöchelchen erinnert zu werden, andererseits durch den kleineren Tibialapparat der Locustiden, speziell im Hinblick auf die fächerförmige Subgenualpartie und die Klaviersaitenaufreihung der Crista acustica an die Bögen des sogenannten „CORTIschen Organs" des Wirbeltierohres.

Bei den Grylliden haben die Tympanalorgane dieselbe Lage wie bei den Locustiden.

Das Tympanalgehörorgan gewisser Hemipteren ist in der Neuzeit von HAGEMANN (1910) untersucht worden, und zwar bei Wanzen aus der Gattung Corixa und Verwandten. Es verhält sich als ein bei vorsichtigem Emporheben des Deckflügels in einem Hohlraum gelegenes gelbrotes Gebilde, in Lage und Bau im allgemeinen ähnlich dem truncalen der Acridier, doch ist die Anzahl der nervösen Endstifte (Scolopophoren) geringer und bloß auf 2 reduziert.

III. JOHNSTONsches Organ. Man wird kaum irre gehen, das JOHNSTONsche Organ (genannt nach JOHNSTON, der die Natur desselben als Sinnesorgan bei Mücken zuerst erkannte, 1855) als einen schallperzipierenden, im zweiten Antennenglied gelagerten und im feineren Bau nach dem tympanalen Typus konstruierten, entweder vereinfachten oder in gewisser Richtung spezialisierten Gehörapparat

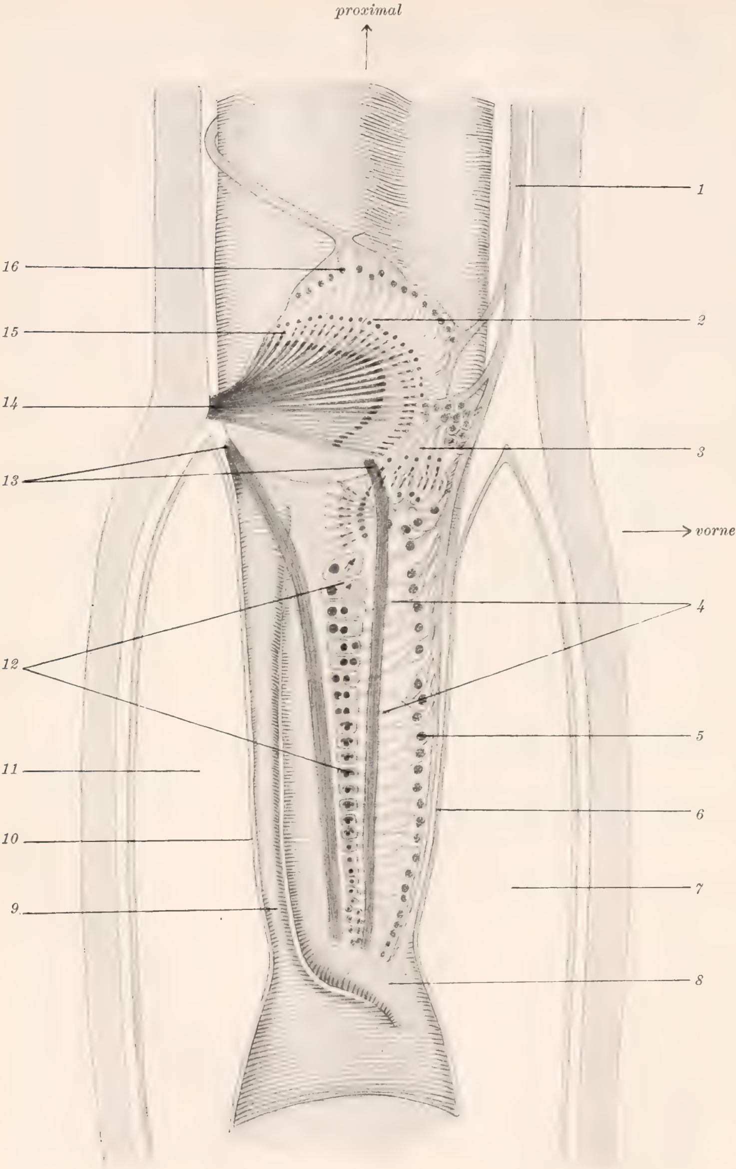


Fig. 47.

Fig. 47. **Decticus verrucivorus.** Gesamtbild der tibialen Sinnesapparate in ihrer natürlichen Anordnung und in Verbindung mit der Trachee nach Entfernung der äußeren Beinwand. *1* Tympanalnerv, *2* subgenuales Organ, *3* Zwischenorgan, *4* Crista acustica, *5* Sinneszellen derselben, *6* vorderes Trommelfell, *7* vordere Trommelfellkapsel, *8* vordere, *9* hintere Trachee, *10* hinteres Trommelfell, *11* hintere Trommelfellkapsel, *12* Kappenzellen mit den stiftförmigen Körperchen in Vertikalprojektion (als dunkle, kreisrunde Punkte), *13* Tragebänder, *14* Insertionsstelle der subgenualen Endschläuche, *15* stiftförmige Körperchen, *16* Sinneszellen. Vergr. 130 : 1. (Nach SCHWABE 1906.)

zu definieren. Es ist seither von P. MAYER (1874) in physiologischer, von HURST (1890) und namentlich von CHILD in anatomischer Beziehung untersucht worden (Fig. 48 A, B).

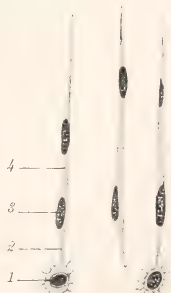


Fig. 48. **Mochlonyx culiciformis** DEG. A Erstes und zweites Antennenglied des ♂ im Längsschnitt. Vergr. 400 : 1. (Nach CHILD 1894.) *1* Antennennerv, *2* Chitinhülle des dritten, *3* Chitinhülle des zweiten Antennengliedes, *4* Hypodermis, *5* Ganglienzellen, *6* Faserschicht, *7* Basalkerne der Stäbchen, *8* Stäbchenschicht, *9* Uebergangsstadien zwischen Stäbchen und Epidermzellen, *10* die Ganglienzellenschicht durchsetzender Nervenstrang, *11* Chitinhülle des ersten Antennengliedes, *12* Muskeln, Trachee. B Stäbchen aus demselben Organ, stark vergrößert. *1* Ganglienzelle, *2* Faser, *3* Basalkern, *4* Stäbchenkörper.

Außer bei den Dipterenfamilien der Culiciden und Chironomiden kommt es in mehr oder weniger veränderter Form nicht nur bei Neuropteren, Panorpaten, Trichopteren, Hemipteren, sondern selbst bei höheren Insekten, Hymenopteren, Coleopteren und Lepidopteren vor. Da es sich bei Orthopteren nicht findet, scheint der Schluß zulässig, daß Fühler-Gehörorgan und tympanale Organe sich gewissermaßen gegenseitig ausschließen.

Auf einem Längsschnitt durch das zweite Fühlerglied eines Männchens von Mochlonyx (Mücke) sieht man dieses Glied als becherförmig gestaltetes Gebilde. Die Grenzzone zwischen innerer und äußerer Hälfte des Trichters wird beiderseits von einem einschichtigen Ring radial gestellter Stäbchen eingenommen, so daß ein eigentümlich Retina-durchschnittartiges Aussehen zustande kommt. Aehnliche Stäbchen, radial orientiert, aber nicht streng schichtenweise angeordnet, nehmen die innere Hälfte des Trichters, rundliche Ganglienzellen die äußere Hälfte desselben ein. Die gesamte Orientierung der beiderlei nervösen Elemente läßt auf engere Beziehung zu den chitinösen Vorsprüngen erkennen, welche links und rechts von den Bodenplatten der in den Bechergrund eingesenkten Trichterspitze des nachfolgenden dritten Fühlergliedes ausgehen. Da nun der Antennenschaft gerade bei den Männchen der mückenartigen Dipteren mit Wirteln von langen Haaren besetzt ist, von denen experimentell nachgewiesen wurde, daß sie durch Töne gewisser Schwingungszahl zum Mitvibrieren veranlaßt werden, wird angenommen, daß durch den Antennenschaft auch die chitinösen Bodenplatten zum Erzittern gebracht und durch das Johnstonsche Organ im 2. Fühlerglied eine Schallperzeption ermöglicht werde.

Geruchsorgane.

Der Geruchssinn ist, wie bei den Crustaceen, in den Antennen, vielleicht auch in den Maxillartastern lokalisiert. In der Regel sind die Geruchsorgane bei den ♂ besser entwickelt als bei den ♀. Die kamm- und blattförmigen Bildungen, welche die Fühler mancher männlichen Insekten zieren (Bombyciden, Melolonthiden, Culiciden) sind insbesondere die Träger dieser Funktion. Manchen Insekten (Bombyciden, Necrophoren) ist ein Geruchssinn von außerordentlicher Schärfe eigen. Die weibliche Volucella, welche mit Hilfe des Geruchssinnes die Wespennester aufsucht, denen sie ihre Eier unterschiebt, hat stärker entwickelte Fühler als das entsprechende ♂.

Als Organe des Geruchssinnes faßt man Fortsätze aus einer weichen Substanz auf, in Form konischer oder keulenförmiger Stäbchen. Diese Stäbchen findet man auf den Antennen, freiliegend zwischen den Tasthaaren oder in Grübchen versenkt, die sich nach außen mit einer engen Mündung öffnen. Unter jedem dieser Gebilde ist die Chitincuticula von einer Oeffnung durchbrochen, durch welche Nervenfasern aus in der Hypodermis gelegenen Ganglienzellen in dasselbe eintreten.

In eine Grube versenkte Geruchszellen findet man an den Fühlern der Orthopteren, Coleopteren, Hymenopteren, Dipteren. Der Kohlweißling (Pieris) besitzt am Ende der Palpen eine tiefe Grube, die ganz von derartigen Zellen erfüllt ist. Bei Fulgora maculata sind die olfak-

tiven Elemente der Fühler zu Bündeln vereinigt; jedem dieser Bündel entspricht in der Tiefe eine Ganglienmasse und an der Oberfläche eine Papille aus besonders durchscheinendem Chitin (Fig. 49 B). Gewisse Hymenopteren (Ichneumon, Trigonalys) tragen auf ihren Fühlern lineäre Schwielen (Tyloide) aus langgestreckten, enggestellten, mit einer feingerillten Cuticula überzogenen Zellen. Die Funktion dieser Tyloide ist noch unbekannt.

Fig. 49. **Fulgora maculata** (Ceylon). A Antenne. Vergr. 30:1. *1* Riechgrübchen, *2* Muskelfasern. B Vertikalschnitt durch den Fühlerkolben. Vergr. 320:1. *1* Riechzellen, *2* Glomerulus, *3* Nerv, *4* Fettgewebe. (Nach einem Präparat von N. POPOFF.)



Fig. 50. **Trigonalys Hahni.** Längsschnitt durch den Fühler des ♂. Zwei sogenannte Tyloïde. Vergr. 255:1. (Nach einem Präparat von N. POPOFF.)

Geschmacksorgane.

Diese Organe, Poren oder Stäbchen in Verbindung mit einer unterliegenden Ganglienzelle finden sich zu kleinen Gruppen vereinigt am Eingang der Digestionsorgane. Bei der Schabe (Blatta americana) z. B. bilden die Geschmacksporen zwei quere Anhäufungen hinter der Zunge, zu beiden Seiten des Pharynxeingangs (Fig. 5).

Die Ameisen und Wespen haben Geschmacksorgane auf der Zunge und den Maxillen, die Bienen außerdem am Epipharynx, die Musciden, Syrphiden etc. am Labro-epipharynx, am Rande der Labellen, die Maulwurfsgrille und der Schwimmkäfer Cybister auf der unteren Seite des Labrum. Bei den Hemipteren finden sich die Geschmacksporen am Eingang des Saugkanals, das heißt an der Stelle, wo die Stilette vorne am Pharynx zusammentreffen: die Platte, auf welcher sie stehen, habe ich (1911) als Siebplatte (Lamina perforata) bezeichnet.



Fig. 51. **Pyrrhocoris apterus.** Längsschnitt durch die Geschmacksorgane. Vergr. 417:1. *1* Lamina perforata, *2* Stützzellen, *3* Geschmackszellen, *4* M. dilatator pharyngis, *5* obere Schlundplatte. (Nach einem Präparat von N. Popoff.)

Bei Volucella (Fig. 52 A, B) besteht jedes einzelne Geschmacksorgan aus einem kurzen ausgehöhlten Stifte und einer entsprechenden spindelförmigen Zellengruppe. Unter diesen Zellen kann man ein bipolares Element unterscheiden, welches einerseits mit dem Stifte, andererseits mit einer Nervenfaser in Zusammenhang steht.

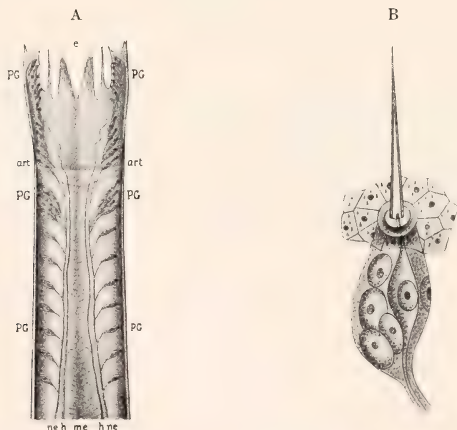


Fig. 52. **Volucella zonaria.** A Vorderende des Labro-epipharynx, Bauchseite. *art* Gelenk, *h* Trachee, *me* Muskelfasern, *ne* Nerv, *PG* Geschmackshaare. B Ein Tastorgan der Labelle. (Nach Künckel d'Herculais.)

Tastorgane.

Dies sind meist ziemlich lange, einfache oder gefiederte Haare, in Verbindung mit einer Tastzelle an ihrer Basis. Die Verbindung zwischen Haar und Zelle wird hergestellt durch eine Pore, die die Cuticula durchsetzt und in das Innere des Haares führt. Tasthaare findet man überall auf der Körperoberfläche, besonders aber an den Antennen, Palpen, Paraglossen, Genitalpapillen. In vielen Fällen sind allerdings Tast- und Geruchszellen schwierig zu unterscheiden; der Geruchssinn auf kurze Distanz und der Tastsinn können sich zu einem einzigen Sinn vereinigen.

VII. Der Darmkanal.

Der Mund liegt am Kopf zwischen den Mundteilen, der After überall am Ende des Abdomens. Der Darmkanal nimmt bei den

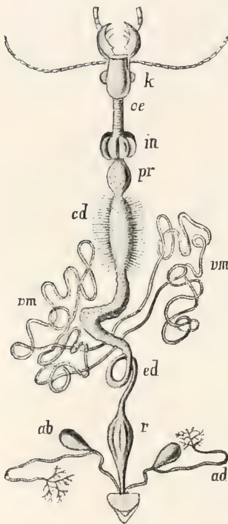


Fig. 53.

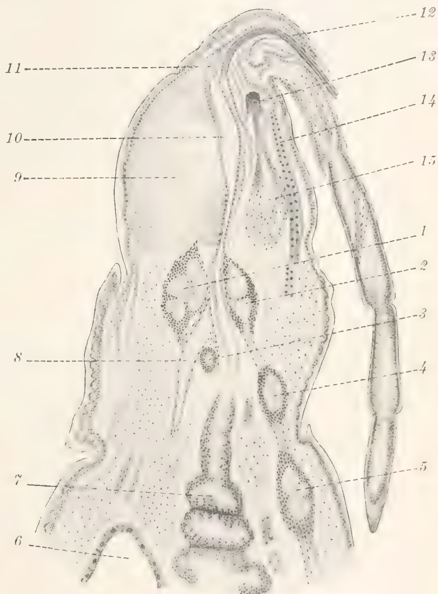


Fig. 54.

Fig. 53. Verdauungsapparat von **Carabus auratus** (nach Dufour). *k* Kopf mit Mundteilen, *oe* Oesophagus, *in* Kropf (Ingluvies), *pr* Kaumagen, Proventriculus, *cd* Chylusmagen mit Zöttchen besetzt, *vm* Malpighische Gefäße, *ed* Endarm mit Rectum (*r*), *ad* Analdrüsen mit muskulöser Anhangsblase *ab*.

Fig. 54. **Pyrrhocoris apterus.** Längsschnitt durch den Kopf und den Thorax. Verg. 30:1. *1* Ganglion cerebroïdeum, *2* infraoesophageum, *3* supraintestinale, *4* prothoracicum, *5* thoracoabdominale, *6* Speicheldrüse, *7* Magen, *8* Aorta, *9* Dilatator pharyngis, *10* Pharynx, *11* Lamina perforata (Geschmacksorgane), *12* Styli, *13* Speichelpumpe, *14* Speichelgang, *15* Ansatzplatte für den Muskel der Speichelpumpe. (Nach einem Präparat von N. Popoff.)

Apterygoten einen gestreckten Verlauf durch den Körper, ist also nicht länger als der letztere. Bei den geflügelten Insekten hingegen



Fig. 55. **Pyrrhocoris apterus.** Querschnitt durch den Kopf (Höhe der Augen). Vergr. 112 : 1. *1* Dilatator pharyngis, *2* äußere, *3* innere Borste, *4* Pharynx, *5* Muskel der Speichelpumpe, *6* Hauptspeichelgang. (Nach einem Präparat von N. Popoff.)

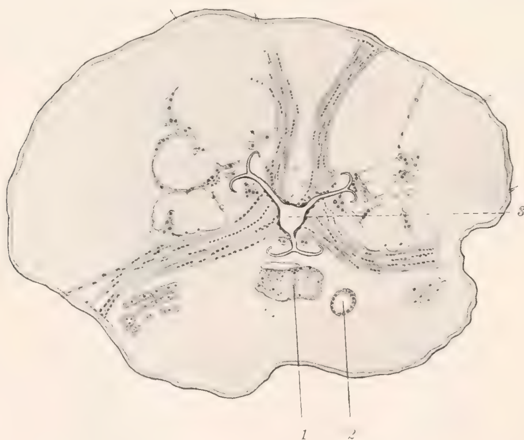


Fig. 56. **Tipula oleracea.** Querschnitt durch die hintere Partie des Kopfes, den Saugapparat zeigend. Vergr. 80 : 1. *1* Hinteres Ende des Ganglion suboesophageum, *2* Speichelkanal, *3* Oesophagus. (Nach einem Präparat von N. Popoff.)

zeigt er meist mehr oder weniger stark ausgesprochene Windungen, die bei den Larven fehlen oder doch nicht so stark entwickelt sind. Ueberall zerfällt er in die bekannten 3 Abschnitte: den aus dem ektodermalen Stomodaeum hervorgehenden Vorderdarm, den entodermalen (oder ektodermalen) Mitteldarm und den aus dem ektodermalen Proctodaeum hervorgehenden Enddarm. Diese 3 Abschnitte sind meist deutlich voneinander abgegrenzt. Jeder derselben kann wieder in weitere Unterabschnitte zerfallen und besondere Anhangsorgane (in Form von Divertikeln) darbieten. Besonders charakteristisch (nur bei einzelnen Apterygoten fehlend) sind faden- oder schlauchförmige Divertikel des Enddarmes, die in wechselnder Zahl auftreten, als Exkretionsorgane fungieren und den Namen der MALPIGHIschen Gefäße erhalten haben.

Abgesehen von den Apterygoten und zahlreichen Larven, deren gestreckter Darmkanal keine Komplikation darbietet, kann jeder der Hauptabschnitte des Verdauungstractus besondere Differenzierungen aufweisen. So zerfällt der Vorderdarm häufig in drei Abschnitte: 1) einen meist trichterförmigen, mit Chitinplatten ausgerüsteten Pharynx, 2) eine enge, durch den Schlundring hindurchtretende Speiseröhre (Oesophagus) und 3) einen verschieden gestalteten, sackförmig erweiterten Vormagen. Letzter Abschnitt wird auch als Kropf (Ingluvies) bezezeichnet (Fig. 53).

Der vor dem Nervenring gelegene Pharynx stellt gewöhnlich (Orthopteren, Coleopteren) einen länglichen, bräunlich gefärbten Sack dar, welcher mit den vorderen Pfeilern des Tentorium durch einen chitinösen Bogen (Arcus pharyngeus) beweglich verbunden ist (Fig. 5, 6). — Bei den Hemipteren besteht der Schlund aus 2 Klappen, welche auf dem Querschnitt mit zwei ineinander greifenden U verglichen worden sind (Fig. 54, 55). Durch den an die obere Platte angehefteten Dilatator pharyngis (Fig. 20 A, B) werden die Saugbewegungen bewerkstelligt. — Bei den Dipteren wird ein ähnliches Verhalten beobachtet mit dem Unterschied, daß die beiden Platten weniger ausgehöhlt sind (Fig. 16).

Eine besondere Einrichtung zeigen die Tipuliden, indem ein schön entwickelter, auf dem Querschnitt Y-förmig erscheinender Saugapparat erst hinter dem Nervenring eingeschaltet ist (Fig. 56).

Ein ähnliches Organ wird auch bei den blutsaugenden Culiciden (aber nur beim ♀) beobachtet.

Bei gewissen Larven mit ausgehöhlten Mandibeln (Cybister Fig. 8, Myrmeleo) spielt ebenfalls der hinter dem Nervenring gelagerte Oesophagus die Rolle eines Saugapparates.

Der am Nervenring beginnende Oesophagus zieht in gerader Linie durch den Thorax. Seine als Vormagen bezeichnete Erweiterung liegt schon im Abdomen. Beide Abschnitte zeigen eine innere, elastische, oft zierlich gestaltete Cuticula mit spärlichen, nach außen gelegenen Plattenzellen. Die oberflächlich gelagerte Muskulatur zeigt eine plexusartige Anordnung.

Die Speiseröhre ist sehr breit bei Blatta (Fig. 30, 70), von mittlerer Breite bei Käfern, dünn, fadenförmig bei Hymenopteren, Dipteren, Hemipteren.

Der als Honigmagen (Fig. 58, *hm*) bezeichnete Kropf der Bienen, Wespen, Ameisen, dient diesen sich erbrechenden Insekten den Honig oder andere Flüssigkeiten aufgespeichert zu halten. Bei einer vollgetrunkenen Hornisse kann der ausgedehnte Vormagen das Abdomen zur Hälfte ausfüllen. — Bei Xylocopa zeigt der Vormagen drei buckel-

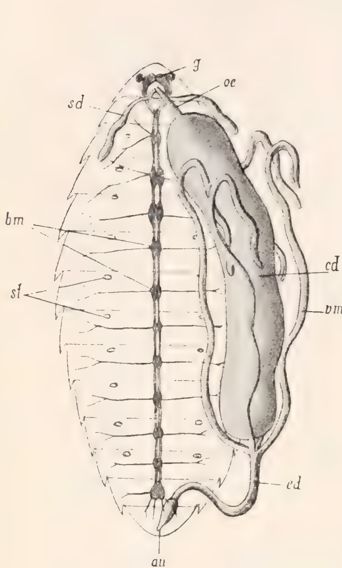


Fig. 57.

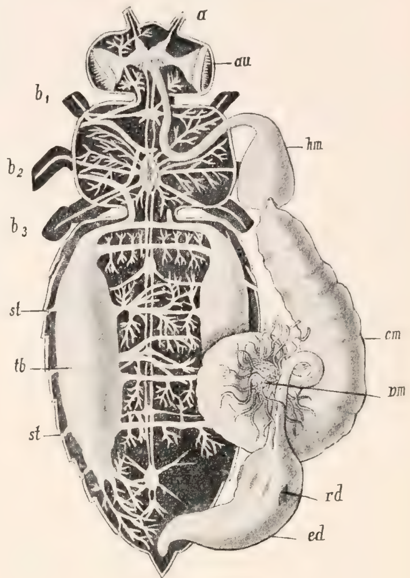


Fig. 58.

Fig. 57. Larve (Made) der Honigbiene: Anatomie des Verdauungs- und Nervensystems (nach R. Leuckart). *g* Gehirn, *bm* Bauchmark, *oe* Oesophagus, *sd* Spinndrüsen, *cd* Mitteldarm oder Chylusdarm, *ed* Enddarm, noch nicht mit dem Mitteldarm in Verbindung, *vm* Malpighische Gefäße, *an* After, *st* Stigmen.

Fig. 58. Nerven-, Tracheen- und Verdauungssystem der Honigbiene (nach Leuckart). Die freien Verästelungen des Tracheensystems sind nicht dargestellt, das Tracheensystem auf der rechten Seite der Figur nur teilweise gezeichnet. *an* Facettenauge, *a* Antenne, b_1, b_2, b_3 die 3 Beinpaare, *tb* der zu einer großen Blase angeschwollene Teil des Tracheenlängsstammes, *st* Stigmen, *hm* Honigmagen, *cm* Chylusmagen, *vm* Malpighische Gefäße, *rd* Rectaldrüsen, *ed* Enddarm.

förmige Ausbuchtungen. — Bei Lepidopteren (Fig. 59) und Dipteren schnürt sich dieses Organ in Form einer gestielten Blase ab, welche sich in den hintern Teil des Vorderdarmes öffnet und unpassend als Saugmagen, besser vielleicht als Speisebehälter bezeichnet wird. — In Salzwasser untersucht, zeigt der freipräparierte Vormagen anhaltende rhythmische Kontraktionen.

Zwischen Kropf und Mitteldarm schiebt sich bei Laufkäfern (Carabiden, Fig. 53, Dytisciden, Staphyliniden), ferner bei Neuropteren

und Orthopteren, ein muskulöser Kaumagen ein, dessen chitinige Intima stark verdickt ist und in der Form von Leisten, Stacheln, Zähnen usw. in das Lumen in einer Weise vorspringt, daß der Querschnitt des Kaumagens ein äußerst zierliches Bild darbietet.

Bei Termiten zeigt der Kaumagen 12 chitinisierte, gelblich gefärbte Platten und dazwischenliegende kleinere Leisten. Bei Bienen und Ameisen hat dieser Abschnitt vier einwärts vorspringende Platten, welche die Rolle eines Verschluß- oder Klappenapparates übernehmen. Dank dieser Vorrichtung (Ventiltrichter) kann die Biene längere Zeit (z. B. bei schlechter Witterung) den aufgesogenen Honig im Vormagen aufbewahren.

Der Mitteldarm (Magen), der für die Verdauung wichtigste Abschnitt des Darmkanals, stellt einen zylindrischen, seltener birn-

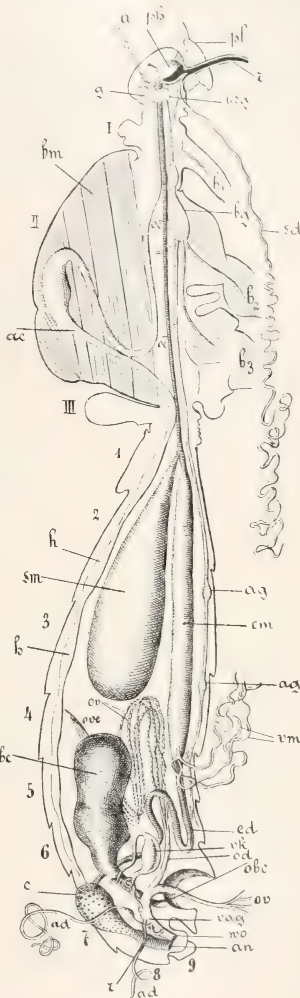


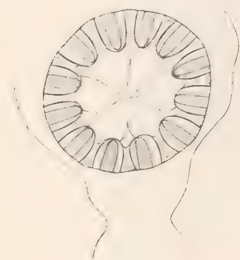
Fig. 59. **Danais archippus**, Schmetterling. Weibchen. Anatomie, dargestellt nach Entfernung der rechten Körperhälfte. Linke Körperhälfte von der Schnittfläche aus gesehen. Buchstabenbezeichnungen am Kopf: *a* Antenne, *ph* Pharynx, *pl* Lippentaster, *r* Rüssel, *g* Gehirn, *usg* unteres Schlundganglion. — Bezeichnungen an der Brust: *I, II, III* Brustsegmente, b_1, b_2, b_3 die Coxalglieder der 3 Beinpaare, *bm* Muskulatur, *ac* Aorta mit ihrer Anschwellung, *oe* Oesophagus, *bg* Brustknoten des Bauchmarks, *sd* Speicheldrüse der einen Seite, die der andern nahe der Einmündung in den gemeinsamen Speichelgang abgeschnitten. — Bezeichnungen am Abdomen: *1—9* Abdominalsegmente, *h* Herz, *sm* sogenannter Saugmagen (Speisebehälter), *cm* Chylusdarm (Mitteldarm), *ag* Abdominalganglien, *ed* Enddarm mit Colon (*c*) und Rectum (*r*), *vm* Malpighische Gefäße, *ov* Ovarialschläuche, die der rechten Seite abgeschnitten, *ove* Endfäden des Ovariums, *bc* Bursa copulatrix, *obc* ihre Mündung nach außen, *od* Ovidukt, *vag* Vagina, *wo* ihre Oeffnung nach außen, *ad* Anhangsdrüsen der Vagina, zum Teil abgeschnitten, *vk* Verbindungskanal zwischen Vagina und Bursa copulatrix mit Anschwellung, Receptaculum seminis, *an* After. (Nach Burgess.)

förmigen Sack dar. Innerlich findet sich das von der Cuticula getragene Drüsenepithel; äußerlich, der Cuticula anliegend, die kräftig entwickelte Ringmuskulatur, am meisten oberflächlich die Längs-

muskulatur und das dichte Tracheennetz. Am Eingang des Magens sieht man gewöhnlich einen kegelförmigen Fortsatz (Valvula cardiaca), welcher tief hineinragt und den Rückfluß des Inhalts verhindert.

Der Magen der Laufkäfer ist mit zahlreichen Zotten besetzt, welche frei an der Oberfläche hervorragen. Bei Orthopteren, einigen Neuropteren und Dipteren findet sich in der Cardialgegend eine kleinere Anzahl (meist 8) längerer Coeca.

Längere Drüsenschläuche (den Malpighischen Gefäßen ähnlich) finden sich nahe am Hinterende des Magens bei verschiedenen Phasmiden. Bei Phyllium crucifolium beträgt die Zahl jener Schläuche ca. 130 (nach Bordas).



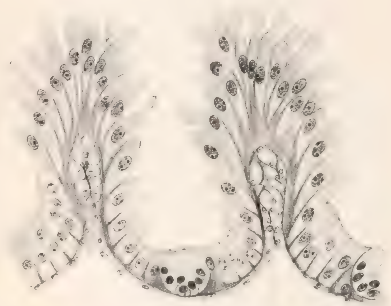


Fig. 60. Fig. 61.

Fig. 60. **Eutermes monoceros** (Ceylon). Der Kaumagen flach ausgebreitet. Vergr. 51:1.

Fig. 61. **Bombus terrestris.** Zwei Falten der Magenwand, eine Krypte begrenzend. Vergr. 240:1. *1* Ersatzzellen, *2* Ringmuskulatur.

Häufig bildet die Magenwand Falten oder Krypten, welche bald einfach erscheinen (Bombus, Fig. 61), bald mit sekundären Fältelungen besetzt sind (Honigbiene). In der Tiefe sieht man Nester kleinerer, mehr gedrängter Elemente, welche dazu bestimmt sind, die oberflächlichen Zellen zu ersetzen. An dem im frischen Zustand beobachteten Magenepithel sieht man den Magensaft in Form von Tropfen langsam aussickern. Gewöhnlich sondert das Epithel eine peritrophische Membran (Cuticula) ab, in welcher der Mageninhalt zusammengeballt erscheint. Dadurch ist das Eindringen von Nahrungsteilchen in die Krypten gänzlich verhindert.

Bei Xylocopa violacea besteht die ganze Magenwand aus dichtgedrängten tubulösen Drüsen, welche mit Sekretionskammern versehen sind (Fig. 62). An den freien Flächen des Epithels ist ein Bürstenbesatz erkennbar. Die mit kleinen Ersatzzellen gefüllten Drüsenenden ragen zwischen den Muskelzellen nach außen hervor. Bei der indischen Xyl. tenuiscapa ist die Magenwand in der Art gefaltet, daß die Drüsenenden und Muskelfasern in besonderen mit Blut gefüllten Räumen im Innern der Falten enthalten sind. Tubulöse, mit Sekretionskammern

versehene Drüsen finden sich auch bei Scolia indica. — Einige Homopteren (Cicaden, Fig. 63) zeigen die Eigentümlichkeit, daß das schlingenförmig gekrümmte Magenende und ein Teil der MALPIGHIschen Gefäße mit dem Vormagen verwachsen ist. Da die Magenschlinge sich zwischen Epithel und Muscularis des Vormagens einschiebt, so scheint der Darm einen geschlossenen Ring zu bilden. Der Nutzen dieses Verhaltens scheint darin zu bestehen, daß durch partielle Filtration eine größere Konzentration des Mageninhaltes erreicht wird (LICENT 1911).



Fig. 62.

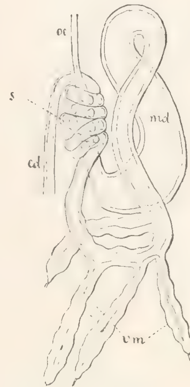


Fig. 63.

Fig. 62. **Xylocopa violacea.** Drei schlauchförmige Drüsen der Magenwand. Vergr. 226 : 1. *1* Sekretionskammer, *2* Ringmuskulatur, *3* Ersatzzellen, *4* Längsmuskulatur.

Fig. 63. Darmkanal von **Psyllopsis fraxinicola** (nach WITLACZIL), *oe* Oesophagus, *md* Mitteldarm, *ed* Enddarm, *vm* MALPIGHIsche Gefäße, *s* Stelle, wo sich der Enddarm mit dem vordersten Teile des Mitteldarms verschlingt.

Was seine Reaktion betrifft, so ist der Magensaft der Insekten fast stets alkalisch und in seiner Wirkung demjenigen des Pankreas ähnlich.

Am Hinterdarm sind in der Regel sechs Längsfalten bemerkbar. Der vom Magenepithel verschiedene, der Resorption dienende Zellenbesatz besteht (bei Xylocopa) aus zylindrischen Stäbchenzellen. Nach außen sind ausschließlich Ringmuskeln aufgelagert.

Der Enddarm läßt häufig wieder verschiedene Unterabschnitte erkennen.

Bei den Termiten findet sich kurz hinter der Mündung der MALPIGHIschen Gefäße eine wohlabgesetzte Erweiterung. In dieser Coecum genannten Partie wird der zur Herstellung der Pilzgärten nötige Holzbrei aufgespeichert. Bei einigen Formen (Hodotermes, Calotermes,

Termitogeton, Coptotermes, Leucotermes) ist der erweiterte Hinterdarm mit bewimperten Infusorien (Trichonymphiden) gefüllt, welche durch Symbiose den Termiten zugesellt, für die Holzverdauung behilflich sind. Bei der Termitenkönigin, deren Nahrung aus Pilzen (Mycelköpfchen) und Speichel besteht, ist kein Coecum vorhanden, die Mündung der Malpighischen Gefäße weit nach hinten verlegt und der Hinterdarm verhältnismäßig sehr kurz.

Als Vesicula stercoralis (Rectum) wird eine spindelförmige ansehnliche Blase bezeichnet, welche von einer inneren Cuticula bekleidet ist und in der Regel einen gelblichen oder braunen Inhalt aufweist. — Einzelne in ihrer Wand befindliche Verdickungen werden, bei Hymenopteren, Dipteren, als Rectaldrüsen bezeichnet. Ihre Zahl beläuft sich in der Regel auf 6. Bald sind sie in einer Reihe angeordnet und dann länglich (Vespa, Volucella) oder in zwei Reihen und vollkommen rund (Xylocopa). Was ihre Struktur betrifft, so sind sie aus einem erhöhten Epithel gebildet und von zahlreichen Tracheen durchsetzt. Vielleicht sind die Rectalkiemen der Libellenlarven eine den Rectaldrüsen analoge Bildung.

Bei den Raupen zeigt die Innenwand der Vesicula hervortretende Leisten, welche den Kotballen ihre Form eindrücken. Bei gewissen Termiten (Eutermes) wird der halbflüssige Inhalt des Rectum als Mörtel verwendet. Der Magen der Raupen und Hymenopterenlarven (Fig. 57) ist meist sehr weit, den größten Teil des Abdomens ausfüllend. Bei der Larve von Oryctes (Fig. 64) trägt der Magen drei aus kleinen

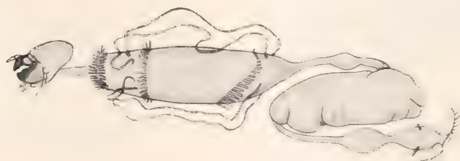


Fig. 64. Larve von **Oryctes rhinoceros** aus Ceylon. Darmkanal. Natürliche Größe.

Divertikeln gebildete Krausen. Der stark erweiterte, S-förmig gekrümmte Hinterdarm enthält einen dicken Brei, mittelst dessen die Wand der Puppenkammer geglättet wird. Dasselbe Verhalten zeigen die Larven der Melolonthiden nnd Cetoniden. Solche außerordentliche, bloß bei den Larven vorkommende Verhältnisse werden als sekundäre, zu einem speziellen Zwecke erworbene Anpassungen in Anspruch zu nehmen sein. Bei anderen Larven (Lema) wird der Inhalt des Rectum als abschreckendes Schutzmittel über die Oberfläche des Körpers ausgebreitet.

Die Honigbiene sowie die in anderen Insekten schmarotzenden Hymenopteren sind während des Larvenstadiums ohne After und Hinterdarm, oder es findet sich ein Hinterdarm, der aber bis zur Zeit der Verwandlung (d. h. zur Zeit des Absterbens des Wirtes) verschlossen bleibt. Bei den Larven des Ameisenlöwen Myrmeleo und der pupiparen Fliegen endigt der Mitteldarm ebenfalls blind.

VIII. Drüsen.

In der Regel werden die Drüsen vom Ektoderm gebildet, entweder durch örtliche Differenzierung oder durch Einstülpung im Innern. Zahlreiche Drüsen stehen teils mit dem Verdauungstractus, teils mit dem Geschlechts- und Stechapparat in Zusammenhang.

1. Hautdrüsen, Exuvialdrüsen. Hie und da zerstreute Hautdrüsen existieren nach Leydig bei Wasserinsekten. Die durch Symphilie den Ameisen beigesellten Käfer (Claviger, Lomechusa, Paussus) haben besondere Hautdrüsen, deren ätherisches Sekret von ihren Wirten mit Begierde geleckt wird.

Die Raupen (Pieris, etc.) sondern im Moment der Häutung eine Flüssigkeit aus, welche sich unter der Cuticula schichtenweise ausbreitet. Dieses Sekret, welches dazu bestimmt ist, die Häutung zu erleichtern, wird von vereinzelten unter der Hypodermis liegenden Zellen abgesondert. Nach Verson und Bisson (1891) hat der Seidenwurm 15 Paare jener „Exuvialdrüsen".

Eine Flüssigkeit, welche zur Zeit der Verpuppung sezerniert wird und an der Luft erhärtet, bildet die meist bräunlich gefärbte Puppenhülle (Chrysalide). Durch dieselbe werden die Beine, Flügelscheiden, etc. am Körper anliegend gehalten. Wird die Nymphe vor der Erhärtung jener Flüssigkeit im Wasser geschüttelt, so nehmen die Extremitäten eine abnorme Stellung an (Réaumur, Gonin).

2. Nesselhaare. Manche Raupen (Porthesia chrysorrhoea, Lasiocampa pini), haben an der Basis gewisser Haare Zellen, welche ein ätzendes Sekret produzieren. Kommen abgebrochene Haare mit der Haut in Berührung, so entsteht das bekannte brennende Jucken. Jene Nesselhaare sind in der Regel zu auffällig gefärbten „Spiegeln" vereinigt.

3. Wachsdrüsen. Das Wachs wird in zylindrischen Zellen sezerniert, welche von der Hypodermis differenziert, an bestimmten Körperstellen gelagert sind. Die in Anzahl aneinander gedrängten Drüsenzellen bilden die sogenannten Wachsplatten. Bei der Biene (Arbeiterin) befinden sich die Wachsplatten an der Bauchseite des 2. bis 5. Abdominalsegmentes. Das halbflüssig sezernierte Wachs tritt vermittelst Osmose durch die Cuticula nach außen. Diese mit Hilfe der Mandibeln verarbeitete Substanz wird dazu gebraucht, die Waben zu bilden. Wachsdrüsen finden sich bei Fulgorellen (Phoenax auricoma, Flata marginella im Larvenstadium (Fig. 65—67), bei verschiedenen Pflanzenläusen, Chermes und Coccusarten, insbesondere bei Coccus pela, dessen Produkt als chinesisches Wachs im Handel bekannt ist.

4. Lackdrüsen. Der Lack, ein mit einem rötlichen Farbstoff gemischtes Harz, wird in den Hautdrüsen gewisser Cocciden gebildet. Insbesondere wird der indische Schellack von Tachardia lacca und der madagassische von Gascardia madagascariensis praktisch verwendet. Eine ähnliche Substanz wird auch von Lecanium, aber in geringerer Menge sezerniert.

5. Segmentaldrüsen, Coxaldrüsen. Segmental angeordnete Drüsen finden sich bei manchen Larven. So zeigt die Larve von Ocypus olens (Staphylinide) in jedem Segment (mit Ausnahme des 13.) paarige Drüsen, welche durch eine kleine Oeffnung oberhalb des

entsprechenden Stigmas nach außen münden. Beim Embryo desselben Käfers sind in jedem Segment je 2 Paare (ein dorsales und ein ventrales) einzelliger Drüsen befindlich (Georgewitch). Ausstülpbare Coxaldrüsen finden sich bei Campodea an der Bauchseite der Abdominalsegmente 1—8, bei Machilis an der Bauchseite der Segmente 1—7. Diese segmental angeordneten Drüsen entsprechen offenbar den Coxaldrüsen von Scolopendrella. Eine paarige auf der 1. Hüfte mündende Drüse findet sich bei Mantis.



Fig. 65.



Fig. 66.

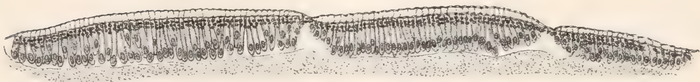


Fig. 67.

Fig. 65. **Flata marginella** (Ceylon). Larve mit ihrem Wachsbusch. Vergr. 5:1.
Fig. 66. Ibid. Die abdominalen Wachsplatten von hinten. Vergr. 9:1.
Fig. 67. Ibid. Schnitt durch die Wachsplatten. Vergr. 100:1.

6. Fußdrüsen. Diese eine klebige Flüssigkeit sezernierenden Drüsen finden sich bei den Raupen und Blattwespenlarven an der Basis der Bauchfüße und öffnen sich mittelst eines Kanälchens am Ende derselben. Ihrer Zahl nach sind es 7 Paare.

7. Drüse des tibiotarsalen Putzapparates der Ameisen. Diese in der Nähe des tibialen Kammes befindliche Drüse dient hauptsächlich dazu, die Antennen zu schmieren (Janet).

8. Kopfdrüse von Eutermes (Fig. 68). Die Termiten (Soldaten) der Gattung Eutermes haben im Innern des Kopfes eine von starken Muskeln umgebene Drüsenampulle. Das zähflüssige, als Verteidigungsmittel (gegen Ameisen, etc.) benützte Sekret wird durch den Stirnfortsatz nach außen befördert. Bei Eutermes Ripperti aus Brasilien hat (nach Göldi) das Sekret der Kopfampulle eine ätzende Wirkung.

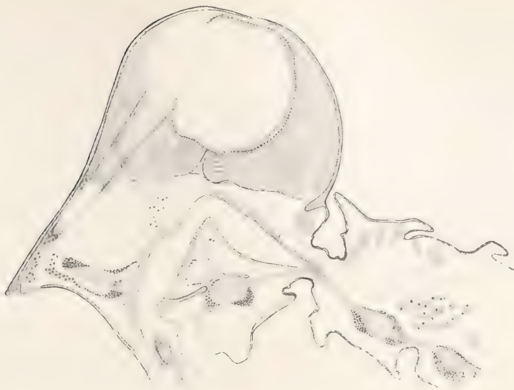


Fig. 68. **Eutermes monoceros** Koen. (Ceylon). Soldat. Längsschnitt durch die Kopfdrüse.

9. Milchdrüse von Coptotermes (Fig. 69). Diese Termiten (Soldaten) haben einen drüsigen Sack, welcher vom Stirnporus ausgehend sich bis an das Ende des Abdomens erstreckt. Der mit einem kubischen Epithel bekleidete Sack liefert eine weißliche (seltener gelbliche) Flüssigkeit, welche als Verteidigungsmittel benutzt wird.

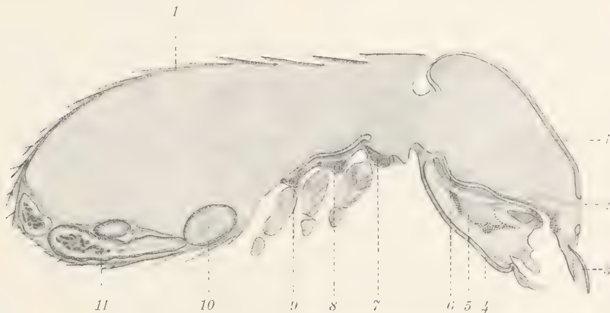


Fig. 69. Längsschnitt durch den **Coptotermes ceylonicus** (Soldat). Vergr. 32 : 1. *1* Milchdrüse, *2* Porus der Milchdrüse, *3* Labrum, *4* Mentum, *5* Ganglion infraoesophageum, *6* Oesophagus, *7—9* die Thoraxganglien, *10* Magen, *11* Hinterdarm (mit Trichonymphiden gefüllt).

10. Prothoracale Drüsen. Gewisse Phasmen (Anisomorpha) haben zwei dorsale prothoracale Drüsen, welche eine stark ätzende Flüssigkeit absondern (Peale). Bei Dytiscus wird der übelriechende Saft, welcher beim Berühren des Tieres zwischen Pro- und Mesothorax herausquillt, von Prothoracaldrüsen sezerniert (Leydig, Plateau). Die Ameisen besitzen, nach Janet, eine an der Bauchseite gelegene prothoracale Drüse.

11. Mesothoracale Drüsen. Gewisse Phasmen (Autolyca) haben paarige Drüsen im Mesothorax (Bordas). — Bei der männlichen Mylabris pustulata von Ceylon findet sich eine der Bauchwand anliegende, gabelig geteilte Drüse, welche durch eine rundliche, am Mesosternum befindliche Oeffnung nach außen mündet. Das milchige Sekret hat einen eigentümlichen Geruch.

12. Eine paarige metathoracale Drüse ist bei einer Wasserwanze (Gerris) von Bordas beschrieben worden.

13. Postthoracale Drüsen. Die Ameisen haben im medialen oder 4. Segment des Thorax zwei große Drüsen, welche nach beiden Seiten hin in einer Spalte nach außen münden. Das von jenen Drüsen gelieferte Sekret hat nach Janet eine besondere Bedeutung. Es erzeugt den Geruch, mit Hilfe dessen die Ameisen derselben Kolonie einander erkennen.

14. Stinkdrüsen der Hemipteren und Forficuliden. Die Stinkdrüsen der Wanzen liegen bald im Abdomen, bald im Thorax. Bei erwachsenen Wanzen (Pentatomiden, Lygaeiden, Coreiden) lagern die Stinkdrüsen an der Bauchseite und münden durch zwei kleine Oeffnungen zwischen den Hinterhüften nach außen. Das Sekret ist eine ölartige, manchmal orangegelb gefärbte Flüssigkeit. Jüngere Individuen (Pyrrhocoris, Cimex) haben in den ersten Abdominalsegmenten drei paarige, am Rücken mündende Drüsen, welche später zur Zeit der Flügelbildung verkümmern und durch die Thoraxdrüsen ersetzt werden (Künckel d'Herculais). — Beim Ohrwurm liegen die Stinkdrüsen im 3. und 4. Bauchsegment.

15. Ausstülpbare Drüsen, Glandulae repugnatoriae. Zuweilen finden sich auf verschiedenen Körperteilen ausstülpbare Fortsätze, welche mit besonderen Drüsen in Beziehung stehen können. Zu dieser Kategorie gehören die orangeroten, am Pro- und Mesothorax sitzenden Fortsätze von Malachius, die weißlichen am Ende des Abdomens befindlichen Fortsätze von Ocypus olens. — Ausstülpbare Drüsen finden sich bei den Blattiden im Abdomen, bei Phryganiden unter dem Thorax, bei verschiedenen Raupen (Papilio, Thaïs, Harpyia vinula) am Prothorax, bei gewissen Raupen (Orgyia), Chrysomelidenlarven (Lina) am Abdomen. Das scharfe von der Harpyiaraupe abgesonderte Sekret scheint aus Ameisensäure zu bestehen.

16. Duftdrüsen. Besondere aus modifizierten Schuppen gebildete Duftorgane (Androconia) finden sich auf den Flügeln mehrerer (♂) Schmetterlinge und sind beim Geschlechtsleben von Bedeutung.

17. Antennaldrüsen. Bei den Ameisen sind an der Basis der Fühler einzellige Drüsen gruppenweise vereinigt (Janet). Aehnliche Drüsen finden sich bei Blatta americana.

18. Labraldrüsen. Beim Hydrophilus, Hydrobius und anderen Hydrophiliden finden sich an der Oberlippe einzellige Drüsen, welche, gruppenweise vereinigt, durch einen kleinen Trichter ihr Sekret ausgießen (Gazagnaire).

19. Mandibulardrüsen. Diese Drüsen liegen im Kopfe der Ameisen, vor dem optischen Ganglion beiderseits. Das Sekret, welches sich in einer dünnwandigen Ampulle ansammelt, wird durch den

Ausführungsgang am Grund der Mandibeln nach außen befördert (Janet). — Mandibulardrüsen finden sich nach Bordas auch bei Mantis, Phyllium, bei den Raupen von Cossus und anderer Bombyciden.

Gewisse Phryganiden (Neophylax, Anabolia) zeigen einzellige Drüsen, welche sich am Grund der Mandibeln und Maxillen öffnen (Patten, Lucas).

20. Maxillardrüsen. Verschiedene Insekten (Ameisen, Hemipteren) weisen Drüsen auf, deren Ausführungsgänge, wie es scheint, dem Maxillarsegmente angehören. Bei den Ameisen sind jene Drüsen unterhalb der Mundhöhle gruppenweise angeordnet. Die zu einem Bündel vereinigten Ausführungskanäle münden beiderseits im Mundwinkel (Janet). Bei Notonecta, Ranatra, usw. findet sich jederseits am Grund des Rostrum eine rundliche Oeffnung, die (nach Bordas) der Maxillardrüse angehört.

21. Labiale oder Speicheldrüsen. Diese wichtigen, vom Stomodaeum ausgebildeten Drüsen sind bei den meisten Insekten vorhanden. Labiale werden sie genannt nach ihrem Ausführungs-



Fig. 70. **Blatta americana.** Lingua, Pharynx und Speichelapparat. *1* Lingua (Hypopharynx), *2* Eingang des Pharynx, *3* Musculus dilatator pharyngis, *4* Oesophagus, *5* Speicheldrüse, *6* Speichelampulle, *7* gemeinschaftlicher Speichelgang.

gang, welcher regelmäßig an der Dorsalseite der Ligula, in der Mundhöhle mündet. Bei den Blattiden und Termiten gibt es neben den eigentlichen Drüsen zwei dünnwandige Speichelampullen, welche (nämlich bei Termes) einen Teil des Abdomens ausfüllen. Die quergestreiften (den Tracheen ähnlichen) Ausführungsgänge jener Ampullen münden nebeneinander unterhalb der Zunge. Bei Blatta vereinigen sich die 2 Kanäle etwas vor der Mündung zu einem Stamm. Die aus einzelligen Acinis gebildeten Drüsen sind im Thorax enthalten und liegen beiderseits dem Vormagen auf. Die feinen Ausführgänge öffnen sich jederseits in dem entsprechenden Ampullenkanal (Fig. 70). — Bei den Ameisen bilden die Speicheldrüsen mehrere im Thorax liegende Massen. Die zu einem Stamm verbundenen Kanäle münden am Grund der Ligula (Janet). — Die Honigbiene besitzt 3 Paare solcher Drüsen. Das im Kopf befindliche I. System besteht jederseits aus einer langen Röhre, welcher mehrzellige Acini in großer Anzahl aufgesetzt sind. Aus jeder Zelle kommt ein feines Kanälchen. Die $1^1/_2$ Körperlänge messenden Röhren münden getrennt am Eingang des Schlundes. Hinter der Oeffnung sind Geschmacksorgane zu erkennen. Die aus mehreren Drüsenkomplexen zusammengesetzten Systeme II und III sind im Thorax enthalten. Die zuerst getrennten, weiterhin zu einem Stamm vereinigten Kanäle münden in der Mundhöhle am Grunde der Ligula. Auf dem Kanal vom System III findet sich jederseits eine Erweiterung. Bekanntlich wird aus dem gemischten Sekret jener Drüsen der Futterbrei bereitet, mit welchem die Königin ernährt wird. Diese auserwählte Nahrung soll auf die Entwicklung der Eier eine spezifische Wirkung ausüben. Was ihre Herkunft betrifft, so entwickeln sich die Speicheldrüsen der Ameisen und Bienen aus homologen Organen ihrer Larven. Bei letzteren aber spielen die



Fig. 71. **Chrysocoris stockerus** aus Ceylon. Mundteile und Speichelapparat (eine Hälfte). Vergr. 12 : 1. *1* Labrum, *2* Hauptspeichelgang, *3* innere, *4* äußere Styli, *5* Hauptdrüse, *6* Speichelpumpe, *7* Pharynx, *8* Tentorium, *9* Oesophagus, *10* accessorische Drüse, *11* accessorischer Speichelgang.

betreffenden Bildungen die Rolle von Spinndrüsen (Schiemenz, Cheshire, Cowan, Arnhart).

Bei Volucella stellen die Speicheldrüsen zwei längliche, hinten spitz endigende Schläuche dar; vorn sind die dünnen Ausführgänge zu einem Stamm vereinigt, welcher der Bauchwand des Pharynx angelagert, in dem Hypopharynx nach deren Spitze ausmündet. Bei der Larve derselben Fliegengattung zeigen beide Speicheldrüsen eine sackförmige, als Reservoir fungierende Erweiterung (Künckel d'Herculais).

Bei Geocoren (Fig. 71) findet sich jederseits eine gelappte, auch als Reservoir fungierende Hauptdrüse, deren Ausführgang (Hauptgang) in der Speichelpumpe endigt. Außerdem gibt es jederseits eine schnurförmige, in einen Knäuel aufgewickelte accessorische Drüse, deren Ausführgang zwei Schlingen bildet, die eine im Kopf, die zweite im Abdomen, und schließlich am Anfang des Hauptganges sich mit diesem vereinigt. Nach diesem Verhalten kann die accessorische Drüse als ein in die Länge gezogener, modifizierter Lappen der Hauptdrüse betrachtet werden. In beiden Systemen besteht der

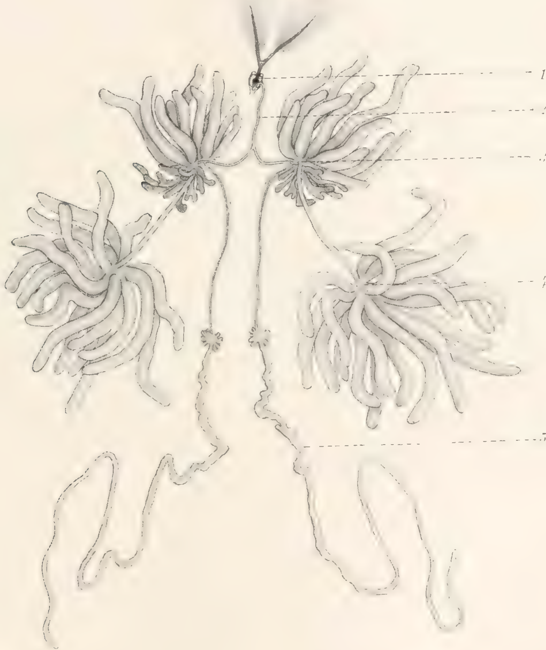


Fig. 72. **Cicada orni.** Speichelapparat. Vergr. 7:1. *1* Speichelpumpe mit der gabeligen Insertionsplatte des Pumpenmuskels, *2* Hauptspeichelgang, *3* vorderer Teil der Hauptdrüse, *4* hinterer Teil der Hauptdrüse, *5* strangförmige Nebendrüse.

Ausführgang aus einem feinen, quergestreiften Kanälchen, welches im Lumen einer einschichtig-zelligen, langgestreckten zylindrischen Hülse verläuft.

Bei Syromastes und verwandten Gattungen bildet diese Zellenhülse des accessorischen Ganges auf einer gewissen Strecke ein aus großen blasigen Zellen geformtes, eigentümliches Organ.

Die indische Fulgoride (F. maculata) hat jederseits zwei mächtige, den größten Teil des Abdomens ausfüllende, aus milchweißen, einzelligen Acinis gebildete Hauptdrüsen und eine kleinere im Thorax befindliche, kompakte accessorische Drüse. In beiden Systemen zeigen die einzelnen Zellen einen schön verästelten Kern. Beide Hauptgänge sind kurz vor der Speichelpumpe zu einem Stamme vereinigt. — Die Cicade (C. orni) hat jederseits zwei getrennte, büschelförmige Hauptdrüsen und strangförmige, mit einer Rosette versehene, accessorische Drüsen. Die länglichen, wahrscheinlich einzelligen Acini zeigen, wie bei Fulgora, einen reichlich verästelten Kern. Die beiden Hauptgänge sind unweit von ihrem Anfang zu einem Stamm vereinigt (Fig. 72). — Bei den blutsaugenden Arten (Reduvius, Harpactor, Hydrocorisen) bildet die accessorische Drüse jederseits eine sackförmige Erweiterung, welche als „Reservoir" bekannt ist. Dafür sind bei Nepa, Ranatra, Sphaerodema, die Hauptdrüsen nicht hohl, sondern aus kompakten, rundlichen, einzelligen Acinis (wie bei Fulgora) zusammengesetzt. — Der Speichel der blutsaugenden Wanzen hat eine ausgesprochene giftige Wirkung. — Bei den von vegetabilischen Stoffen lebenden Arten hat das in die Pflanzengewebe gebrachte Sekret die Wirkung, den Saftzufluß zu erhöhen. — Der Stich gewisser Blattläuse (Phylloxera) kann zu Knotenbildung Veranlassung geben. Verdickungen und Einrollung der Blätter werden häufig beobachtet, als Folgeerscheinung solcher Einstiche.

Bei den blutsaugenden Insekten verschiedener Ordnungen und Familien (Culiciden, Tabaniden unter den Dipteren; Wanzen unter den Hemipteren), sowie unter den hämophilen Arthropoden verwandter Abteilungen (Ixodiden) steht eine größere Entwickelung der Speicheldrüsen wohl im Zusammenhang mit ausgiebiger Produktion eines die Entzündung der Einstichstelle befördernden Speichels. Wahrscheinlich kommt demselben außerdem noch die Aufgabe zu, die Fibrinisierung des Blutes und damit die Verstopfung des Saugrüssels zu verhindern (Göldi).

Da nun verstärkte Speicheldrüsenentwickelung und geschwulstförderndes Speichelsekret auch bei Pflanzen anzapfenden Insekten zu beobachten ist, liegt hierin offenbar eine Regel von allgemeiner Gültigkeit vor für solche Insekten und verwandte Gliedertiere, die infolge des Baues ihrer Mundwerkzeuge auf das Anzapfen der Körpersäfte anderer Organismen angewiesen sind.

Spinndrüsen, Sericterien. Die Drüsen der Seidenwürmer stellen modifizierte Speicheldrüsen dar, welche statt des Speichels eine in Faden ausziehbare Substanz (Seide) produzieren. An jeder Drüse kann man 3 Teile unterscheiden: 1) die sekretorische, ca. 15 cm lange, in einen Knäuel aufgewickelte Röhre, 2) eine ca. 6 cm lange Erweiterung (Reservoir), 3) einen feinen, 5 cm langen exkretorischen Kanal, welcher in seinem vorderen Stück mit demjenigen der anderen Seite sich zu einem Stamme vereinigt. Jenes letztere Stück wird auch Filière genannt. Kurz vor der Mündung ist ein mit

Muskeln versehener Apparat eingeschaltet, welcher dazu bestimmt ist, die Dicke des Fadens zu regulieren (Presse du tube fileur, GILSON). — Zwei kleine accessorische Drüsen, schon von LYONET bei Cossus aufgefunden, sind auch beim Seidenwurm von FILIPPI und CORNALIA beschrieben worden.

Spinndrüsen finden sich auch bei Larven der Phryganiden, vieler Hymenopteren (Lophyrus, Ameisen, Encyrtus), einiger Coleopteren (Hypera, Haemonia, Donacia) und dienen dazú Cocons zu bilden.

Mit Hilfe ihrer fadenziehenden, als Weberschiffchen verwendeten Larven erstellt sowohl die indo-orientalische Ameise Oecophylla smaragdina, als auch die brasilianische Camponotus senex aus zusammengefügten Blättern ein wetterdichtes Gespinnstnest. (Beobachtungen von RIDLEY in Indien, GÖLDI in Brasilien.)

Morphologisch stellen die Speichel- und Spinndrüsen paarige Ausstülpungen des Stomodaeum dar, welche sich nachträglich zum Teil in verschiedene Drüsenkomplexe, zum Teil in Ausführkanäle umgewandelt haben.

22. Pharyngealdrüsen. Diese bei Ameisen (Camponotus) beobachteten Drüsen stellen gelbliche, blindsackförmige Schläuche dar, welche in zwei Gruppen über dem Gehirn gelagert sind und in den Pharynx münden. Im Innern sind sie mit Zylinderepithel bekleidet. — Die Speicheldrüsen No. I der Honigbiene sind als Pharyngealdrüsen zu betrachten.

23. Oesophagealdrüsen. Mehrere Käfer, welche eigentlicher Speicheldrüsen entbehren, haben dafür in den Oesophagealwandungen vereinzelte, einzellige Drüsen. Dergleichen Elemente sind bei Hydrophilus, Melolontha, Oryctes, Cetonia beobachtet worden. (SIRODOT, MINGAZZINI.)

24. Magendrüsen. Siehe Mitteldarm.

25. MALPIGHIsche Gefäße. Sie stellen längliche, oft fadenförmige Schläuche dar, welche am Vorderende des Hinterdarms aufgesetzt sind und in der Regel die Grenze zwischen Magen und Darm bezeichnen. Innerlich sind sie mit niedrigen Zellen bekleidet, welche verschiedenartige, meist harnsaure Konkretionen enthalten können. Aeußerlich findet sich eine dünne Cuticula. Diese oft sehr langen, meist gelb, bisweilen (z. B. bei Eristalis) braun gefärbten Gefäße sind meist regellos längs des Darmes und Magens hin und her gewickelt, oder zwischen die Lappen des Fettkörpers gemischt. Die Reaktion der MALPIGHIschen Gefäße ist alkalisch (CUÉNOT). — Nach GRANDIS, welcher in verschiedene Insekten Indigokarmin und Ammoniakkarmin injizierte, wird der Indigo durch die MALPIGHIschen Gefäße, das karminsaure Ammoniak durch die Pericardialzellen ausgeschieden. Daraus erhellt, daß die MALPIGHIschen Gefäße Exkretionsorgane für basische Substanzen, die Pericardialzellen Exkretionsorgane für saure Stoffe darstellen.

Bei Gryllotalpa finden sich 2 Sorten MALPIGHIscher Gefäße, gelbe, welche zahlreicher sind und weiße, welche spärlich vorhanden und mit harnsauren Salzen beladen sind. — Die im Salzwasser präparierten MALPIGHIschen Gefäße zeigen manchmal wurmartige Kontraktionen. Bei gewissen Insekten (Gryllus, Gryllotalpa) sind zwischen Epithel und Cuticula gestreifte Muskelfasern beobachtet worden.

Malpighische Gefäße fehlen bei Japyx und bei den Collembolen. 16 kurze Gefäße finden sich bei der Campodea; 4—8 längere bei den anderen Thysanuren. Gewöhnlich wird die Zahl 4 als primitiv aufgefaßt. 4 Gefäße nämlich werden bei den meisten Larven aufgefunden, ferner bei den meisten Termiten[1]), Psocus, Thrips, Pulex, bei den meisten Dipteren (3 bei Termitoxenia). Wenig zahlreich sind die Malpighischen Gefäße bei den Rhynchoten (2—4), Panorpa (6), Phryganiden (6), Lepidopteren (6), Coleopteren (4—6); zahlreich dagegen bei Forficula (ca. 30), Ephemeriden (40), Perliden (40—50), Odonaten (50—60), Orthopteren (30—60), Hymenopteren (60—100, seltener 12—16). Auf diese Verschiedenheit in der Anzahl der Malpighischen Gefäße gründet sich ein übrigens nicht sehr hoch zu bewertendes Einteilungskriterium: Oligonephria, d. h. Insekten mit wenigen Malpighischen Gefäßen einerseits und Polynephria, d. h. mit vielen Malpighischen Gefäßen andererseits.

Was die Einmündungsweise der Malpighischen Gefäße in den Enddarm anbetrifft, so mündet in den meisten Fällen jedes Gefäß gesondert für sich. Bisweilen aber vereinigen sich die Gefäße zu einem gemeinsamen Ausführgange, bisweilen münden auch die Ausführgänge in ein gemeinsames, unpaares Endstück. Hier und da öffnen sich die Gefäße in eine paarige oder unpaare Harnblase, welche dem Enddarm aufsitzt. Beispiele: Aphiden. Jederseits 2 Gefäße, die sich jeweils vor der Einmündung zu einem gemeinsamen Gang verbinden. — Aletia, Danais (Lepidopteren). Beiderseits 3 Gefäße mit gemeinsamem kurzen Endstück jederseits. — Galleria (Lepidoptere). Ein unpaares Endstück, in welches 5 oder 6 verästelte Gefäße einmünden. — Ephippigera und die Grylliden (Orthopteren). Zahlreiche Gefäße, die, zu einem Büschel vereinigt, durch einen gemeinsamen langen Ductus excretorius in den Enddarm münden. — Orthezia (Coccide). Jederseits 2 Gefäße, die sich zu einem gemeinsamen Gange vereinigen. Die beiden Endgänge münden selbst wieder in ein unpaares Endstück. — Noctuinenpuppe. 3 Paar Gefäße münden, paarweise vereinigt, in eine unpaare Harnblase. — Lygaeus (Hemiptere). Jederseits zwei Gefäße, die jederseits in eine Harnblase münden. — Gewöhnlich ist die Zahl der Malpighischen Gefäße bei der Larve kleiner als beim erwachsenen Tier. So besitzt die Larve der Honigbiene nur 4 Gefäße, die Imago über 100. Bei Blattiden und Grylliden nimmt die Zahl während der allmählichen Verwandlung zu. Die Schmetterlingsraupen besitzen gewöhnlich dieselbe Zahl wie die erwachsenen Imagines.

26. Rectaldrüsen. Siehe Hinterdarm.

27. Analdrüsen. Diese beiderseits am After gelegenen, vom Proctodaeum gebildeten Drüsen werden bei verschiedenen Käfern beobachtet (Carabiden, Dytisciden, Staphylinen, Larve von Hydrophilus, Tenebrioniden), bei einigen Lepidopteren und Hymenopteren, z. B. Ameisen. Das von denselben produzierte scharfe, übelriechende Sekret wird als Verteidigungsmittel benutzt. Bei Blaps ist jene Flüssigkeit von brauner Farbe. Die einzelligen Acini zeigen im Innern des Cytoplasma ein radiär gestreiftes Sekretionsbläschen und ein nach außen mündendes Kanälchen.

1) 8 Malpighische Gefäße finden sich jedoch bei Calotermes und Leucotermes.

Die sogenannten Bombardierkäfer (Brachinus, Aptinus, Pheropsophus) sind dadurch ausgezeichnet, daß das schon bei 9° siedende Sekret in dem Augenblick, wo es nach außen gespritzt wird, mit einem Knall explodiert. Am Ende des Ausführungsganges ist ein kleiner Kamm aufgelagert, auf welchem das Sekretionsprodukt in feine Tröpfchen zerteilt wird. Jene farblose, ätzende, meist aus Buttersäure gebildete Flüssigkeit verursacht auf der Haut braune Flecken. (Rougemont, Bordas und Dierekx.)

IX. Fettkörper. Leuchtorgane.

In der Leibeshöhle liegt eine Masse größerer, mit Fetttröpfchen erfüllter Zellen, die zusammen den sogenannten Fettkörper bilden. Dieser ist verschieden gestaltet, weiß, undurchsichtig, zuweilen gelb und sogar (bei einigen Raupen, Larven von Chironomus) grünlich. In den Zellen finden sich nicht nur Fetttröpfchen, sondern eiweißhaltige, meist acidophile Körner. Letztere kann man daran erkennen, daß sie in Xylol unlöslich sind und sich mit Farbstoffen tingieren lassen. Eisenhämatoxylin färbt sie tiefschwarz. In denjenigen Phasen der Verwandlung, während welcher die Malpighischen Gefäße außer Funktion sind, erscheinen die Zellen des Fettkörpers mit Harnsäure-Salzen überladen. Letztere sind vornehmlich um den Kern herum angehäuft und treten in der Form von undurchsichtigen, 1 bis 2 μ messenden Körnchen auf. Gewisse Elemente des Fettkörpers (Cellules uriques) scheinen dieser Funktion besonders zu dienen. Bei einigen Insekten finden sich im Fettkörper längliche Stäbchen (Kristalloide, Körperchen von Blochmann). Henneguy hat bei der Larve von Phytomyza (Muscide) konzentrisch angeordnete Schollen beschrieben, welche Calcosphärite genannt werden.

Zu kleinen Massen vereinigt, stellen die Elemente des Fettkörpers wohlbegrenzte, rundliche oder ovale Läppchen dar, die den Tracheen anhängen. Bei gewissen Larven (Oryctes) sind jene Läppchen von Membranen getragen, welche die Eingeweide einschließen und blätterförmig übereinander gelagert sind.

Die gegeneinander gepreßten Zellen sind meistens polyedrisch. Im Innern sind die Fett- und Eiweißkörner oft so zahlreich, daß das Cytoplasma auf einige Stränge reduziert und der exzentrisch gelegene Kern gepreßt erscheint. Ueberdies wechselt das Aussehen jener Zellen je nach den Arten und den beobachteten Körperstellen. Manchmal hat dasselbe Insekt verschieden geformte und gefärbte Fettkörper.

Besonders reichlich ist das Fettgewebe bei Larven, bei Termitenimagines etc., und es bildet einen Vorrat, aus welchem das Tier für die Verwandlung und Eierbildung schöpfen kann. Manche Insekten, Puppen etc. können, dank solcher Reserven, ein vieljähriges Fasten aushalten [1]). Der während der Verwandlung, durch Phagocytose, aufgelöste Fettkörper liefert Materialien für die Gewebebildung überhaupt.

---

1) Die Puppen des alpinen Bistore alpinus Sulz. liefern selbst nach 7-jähriger Ruhe noch durchaus fortpflanzungsfähige Falter und Eriogaster arbusculae For. sogar noch nach 8-jährigem Puppenschlaf (cfr. Standfuss, Handb. der paläarkt. Großschmett., p. 175, 181, 351).

Bei der Termitenkönigin erleidet das Fettgewebe eine völlige Umwandlung: das bei der Imago so reichlich vorhandene Fett wird gänzlich resorbiert und läßt die Baucheingeweide frei. Dafür findet man zu beiden Seiten des Abdomens inmitten der Tracheenbüschel eine neue Gewebsbildung, bestehend aus epithelartigen Zellen, welche in Säulen oder in Kettenform aufgereiht sind. Diese Zellen („tissu en colonnettes", „tissu adipeux royal" nach Feytaud), welche um die Tracheen gelagert sind, stammen anscheinend von einer Wucherung des sie bekleidenden Epitheliums ab.

Die längs des Herzens befindlichen, sog. Pericardialzellen können als eine Abart des Fettkörpers betrachtet werden, ebenso die unterhalb des Rückengefäßes gelegenen, bei Grillen von Kowalewsky entdeckten Milzorgane. Häufig sind die Pericardialzellen nämlich bei älteren Insekten mit braunen Körnchen überladen. Die aus Amibocyten gebildeten Milzorgane sind für die Blutbildung von Wichtigkeit. Beiderlei Elemente können durch Einspritzen von karminsaurem Ammoniak und chinesischer Tusche unterschieden werden. Das Karmin wird von den Pericardialzellen aufgenommen, die Tusche dagegen von den Milzelementen (Cuénot). — Bei den Fliegenmaden gibt es (den Speicheldrüsen angewachsen) sog. girlandenförmige Zellstränge, welche bei dem zitierten Experiment, ähnlich den Pericardialzellen, Karmin aufnehmen.

Es gibt Käfer, welche entweder am Abdomen (Lampyriden) oder am Prothorax (einzelne Elateriden) intensiv leuchtende Stellen besitzen. Der Sitz des Leuchtens ist ein Leuchtorgan, das morphologisch als ein in spezieller Weise differenzierter Teil des Fettkörpers betrachtet werden muß. Die Zellen dieses Leuchtkörpers sondern unter Kontrolle des Nervensystems zwei verschiedene Stoffe aus, von Dubois Luciferin und Luciferas genannt, welche aufeinander wirkend das Leuchten hervorbringen. Die Leuchtorgane der Insekten sind dadurch ausgezeichnet, daß sie von allen bekannten Lichtquellen am wenigsten Wärme und am meisten Lichtstrahlen produzieren. Darnach kann dieses wunderbare, gelblich-grünliche Leuchten als eine spezifische, besonders intensive Fluoreszenz betrachtet werden. Die Leuchtorgane sind durch das Vorhandensein eines dichten Tracheennetzes ausgezeichnet, was gewiß auf eine rege Oxydation hindeutet.

Die Käfer, welche Leuchtorgane besitzen, sind unter den Elateriden: Pyrophorus noctilucus = Cucujos der südamerikanischen Spanier, Photophorus; unter den Malacodermen: Lampyris, Luciola, Photuris, Photinus, Phosphaenus, Phengodes, Zarhipis; unter den Carabiden: Physodera. Bei Pyrophorus bilden die Leuchtstellen, bei beiden Geschlechtern, 2 große Flecken am Pronotum und sind dadurch ausgezeichnet, daß sie in dem Augenblick, in welchem das Insekt gefaßt wird, plötzlich erlöschen, ein Vorgang, welcher auf den Einfluß des Nervensystems klar hinweist. Jedoch ist von Dubois gezeigt worden, daß es sich um eine indirekte Wirkung der Nerven handelt. Es erfolgt nämlich das Leuchten infolge einer regen Blutzufuhr, welche selbst durch rhythmische Kontraktion der benachbarten Muskeln herbeigeführt wird. Der Umstand, daß im finsteren Urwald die ♂ durch das Schwenken einer glühenden Kohle herbeigeführt werden, deutet darauf hin, daß die Fluoreszenz der ♀ als ein Lockmittel angesehen werden muß. Das gleiche gilt von Leuchtwürmern (Lam-

pyris), bei denen bekanntlich die flügellosen ♀ stark leuchten, während die ♂ ein verkümmertes Leuchtorgan besitzen. Die Luciolen (Cucujitos der Spanier) sind dadurch ausgezeichnet: 1) daß (wie bei Pyrophorus) beide Geschlechter leuchten, 2) daß das Leuchten eine Intermittenz zeigt, welche bei dem fliegenden Insekt sehr regelmäßig eintritt. Bei den Larven von Phengodes (einer südamerikanischen Telephoride) gibt es eine rötliche Leuchtquelle zwischen Kopf und Thorax und auf den folgenden Segmenten 10 Paare von Leuchtorganen, welche einen weißgrünlichen Schimmer von sich geben.

Der auf Ceylon vorkommende Käfer Harmatelia bilinea ♂ weist auf jeder Körperseite 9 leuchtende Herde auf, wovon 8 auf dem Abdomen und 1 auf dem Thorax, an der Schulterecke der Flügeldecke. Das Weibchen dieser Art ist noch nicht bekannt. Das Männchen von Dioptoma Adamsi (Lampyride von Ceylon) zeigt im Augenblick geschlechtlicher Erregung 4 leuchtende Punkte am Hinterrand des Prothorax und weitere 8 jederseits am Rande des Abdomens. Das zugehörige, flügellose ♀ hat sein photogenes Organ auf der Bauchseite des vorletzten Abdominalsegmentes. Der Lichtschimmer, welcher offenbar auf das Heranziehen der ♂ berechnet ist, erlöscht im Augenblick der Berührung des letzteren (nach Green).

Selbst die Eier der Lampyriden zeigen in der Nacht ein deutliches Phosphoreszieren. Sehr schön z. B. ist diese Beobachtung zu machen an den großen, rundlichen Eiern von Lamprophorus tenebrosus von Ceylon.

Was das angebliche Leuchten des Laternenträger (Fulgora) betrifft, so sind die Behauptungen der Insektenmalerin Sibylle Merian bis jetzt nicht als erwiesen zu betrachten.

Seiner Herkunft nach ist der Fettkörper eine mesodermale Bildung. Jedoch wäre nach Dubois das Leuchtorgan von Pyrophorus eine ektodermale Bildung.

X. Das Blut.

Das Blut, welches die Körperhöhle ausfüllt, ist eine farblose oder gelbliche (seltener grüne oder rote) lymphe-ähnliche Flüßigkeit. Seine Menge, welche in der Regel minimal erscheint, kann bei großen Raupen, Termitenköniginnen etc., einige Kubikzentimeter betragen. Die Blutkörperchen gehören ihrer Mehrzahl nach der Klasse der Lympho- oder Amibocyten an. Die größten bei der Termitenkönigin beobachteten Formen sind 20—23 μ breit, mit einem großen durchsichtigen Kern, einem Nucleolus und einem granulierten Cytoplasma. Die mittleren 10—13 μ messenden Elemente haben einen kleineren, einige Nucleinkörner enthaltenden Kern. Die kleinsten endlich, nur $6\frac{1}{2}$ μ messenden Zellen zeigen einen hyalinen Kern mit einer dünnen Schicht Protoplasma.

Diskoide Körperchen finden sich nach Graber bei: Lina populi (Diam. 6 μ), Cetonia aurata, Zabrus gibbus (8—10 μ), Decticus verrucivorus, Ephipiggera vitium, Oedipoda caerulescens (11—14 μ), längliche bei: Carabus cancellatus (8 μ), Gryllus campestris, Locusta viridissima, Cossus ligniperda, Sphinx ligustri (8—10 μ), Caloptenus italicus, Saturnia pyri, Anax formosus (11—14 μ).

Farblos sind die Blutelemente bei Termes, Oecanthus pelluceus, Mormidea nigricornis, Syromastes marginatus, gelblich bei Cetonia aurata, Sphinx ligustri, Cossus ligniperda. — Bei Galeruca tanaceti zeigen die 8—17 μ breiten Körperchen eine ausgeprägte orangegelbe Farbe, welche auf der Oberfläche anhaftende Fettkörner zurückzuführen ist. Bei Chironomus und Cecidomyialarven gibt es überhaupt keine Körperchen.

Das Blut (Plasma) ist gelb bei Coccinellen, rötlich bei Meloe und Timarcha, rot (hämoglobinführendes) bei der Larve von Chironomus, grün bei vielen Raupen und bei den Larven von Trichopteren. Bei vielen Larven (Oryctes, Cetonia, Lucilia), Raupen etc., nimmt die der Luft ausgesetzte Körperflüssigkeit eine schwarzbraune Farbe an, welche durch das Präzipitieren einer schwärzlichen Substanz (Uranidin, Melanin) hervorgebracht wird (Krukenberg, Dewitz).

Was ihre Herkunft betrifft, so scheinen die Blutzellen hauptsächlich in den sog. Milzorganen (siehe Kap. IX) produziert zu werden. Auch wird im Blut selbst eine Zunahme derselben beobachtet. Die bei jungen Larven noch spärlich vorhandenen Lymphocyten sieht man nämlich einige Zeit vor der Verwandlung sich durch direkte und indirekte Teilung sehr schnell vermehren. Bei den Musciden, Tenthredineen z. B. werden zu jener Zeit am Ende des Abdomens Blutzellen in großer Menge gefunden (Berlese). Amibocyten, welche in den Fettkörper, die Muskeln etc., eindringen und die geformten Elemente nach und nach verzehren, spielen bei der Verwandlung eine wichtige Rolle (siehe Phagocytose, Kap. XVIII). Beim erwachsenen Insekt sind die Lymphkörperchen wieder weniger zahlreich.

Einige Insekten haben die Fähigkeit, als Verteidigungsmittel Bluttröpfchen aussickern zu lassen. Dieses Autohämorrhöe genannte Vermögen wird nämlich bei Meloë, Mylabris, Timarcha und einer Reihe von Chrysomeliden, sowie bei zahlreichen Coccinelliden beobachtet. Das gelbe oder rötlich gefärbte Blut fließt tropfenweise durch spaltförmige, in den Kniegelenken angebrachte, in der flektierten Stellung klaffende Oeffnungen aus. Ein Druck der Bauchmuskulatur treibt das Blut in dem Augenblick, wo das Tier beunruhigt wird, nach außen. Das in dem Blut reichlich enthaltene Fibrin bildet ein Gerinnsel, welches die Oeffung baldigst verschließt. Bei andern geschieht die Hämorrhöe am Rande des Abdomens (Lygaeus equestris), an der Basis der Flügelstummel (junge Grillen), aus den am Rücken sitzenden Hervorragungen (Larve von Epilachna). Zuweilen finden sich an Stelle vorgebildeter Spalten, im Niveau gewisser Gelenke verdünnte Hautstellen, welche unter dem Druck der Bauchpresse plötzlich zerreißen. Das Blut der mit Autohämorrhöe behafteten Insekten ist (nach Hollande 1911) fast immer giftig. Häufig (nämlich bei Vesicantia) ist in demselben Kantharidin enthalten.

XI. Zirkulationsapparat.

Das Insekt hat nicht, wie das Wirbeltier, ein geschlossenes Gefäßsystem. Das Blut (Lymphe) ist frei in der Körperhöhle enthalten und in den mit derselben kommunizierenden Spalten, in den Beinen, Flügeln usw. Allseitig sind die einzelnen Organe von der ernähren-

den Flüssigkeit umspült und befeuchtet. Die Abwesenheit eigentlicher Gefäße steht mit der Struktur des Atmungsapparates in enger Beziehung. Dadurch, daß die Tracheenäste den Sauerstoff überall im Innern der Organe, ja bis zu den einzelnen Zellen hin verbreiten, wird ein Kapillarsystem überflüssig. In ähnlicher Weise ist das Fehlen, oder die geringe Zahl der roten Körperchen zu erklären. Es ist ja bekannt, daß bei höheren Tieren die Erythrocyten hauptsächlich zur Uebertragung des Sauerstoffes benützt werden. Jedoch auch das Blut der Insekten ist in fortwährender Bewegung und fließt in verschiedenen Richtungen in einem System von Lakunen. — Die Bewegung wird durch die Kontraktionen eines röhrenförmigen Herzens bewirkt, welches in der Medianlinie direkt unter der Rückenhaut gelegen ist und deshalb auch als Rückengefäß bezeichnet wird. Dieses allein repräsentiert den eigenwandigen Teil des sehr unvollkommenen Kreislaufapparates. Im allgemeinen stellt das Herz ein schmales, nach vorn sich verengendes Rohr von annähernd geradem Verlauf dar, welches aus zwei elastischen Membranen und einer zwischen diesen beiden gelegenen Muskelschicht besteht. Diese bei der Systole tätigen Muskeln sind teils ringförmig, teils schräg geordnet. Unter dem Herzen findet sich in der Regel eine äußerst dünne, fensterartig durchbrochene Scheidewand (Septum infracardiacum), welche einen besonderen Raum, den Pericardialsinus, von der Leibeshöhle abschließt. Der Raum, in welchem das Herz enthalten ist, wird beiderseits durch längliche, reichlich von Tracheen durchsetzte Fettlappen (Teile des Fettkörpers) mehr oder weniger regelmäßig begrenzt. Auch zarte, meist aus bräunlich pigmentierten Pericardialzellen gebildete Stränge finden sich beiderseits und in der Membran unterhalb des Herzens eingelagert.

Das Rückengefäß zerfällt in eine Anzahl hintereinander gelegener Kammern, oder Ventrikel, die durch besondere, paarweise gestellte Falten (Klappen) voneinander getrennt sind (Fig. 73). Jene Klappen werden bei jeder Systole nach vorne bewegt. In diesem Augenblick lassen sie zwischen sich eine feine Spalte offen, durch welche das Blut von hinten nach vorn strömt, einen Rückfluß aber in entgegengesetzter Richtung nicht zuläßt. Beiderseits finden sich in der Regel spaltförmige Oeffnungen (Ostien), welche eine offene Kommunikation zwischen dem Pericardialsinus und dem Herzen herstellen. Die Ostien, welche in den Falten selbst enthalten sind, öffnen sich während der Diastole.

Das Oeffnen findet in der Weise statt, daß die beiden die Falte bildenden Membranen im Augenblick der Diastole etwas auseinanderweichen und das Blut von außen eindringen lassen. Meistens ist das Rückengefäß hinten blind geschlossen; doch bei manchen Larven (Agrion, Corethra) zeigt die letzte Kammer zwei spaltförmige Oeffnungen, durch welche das Blut bei jeder Diastole von hinten einfließt (Fig. 74). Nach vorn setzt sich das Herz in eine muskulöse Aorta fort, welche, in den nervösen Ring eindringend, vor demselben mit einer trichterförmigen Oeffnung endigt (bei Bacillus, de Sinéty, Fig. 75) oder hinter dem Gehirn in zwei kurze Aeste sich teilt. Von der Aorta aus strömt das Blut zu den verschiedenen Kopfteilen (Unterlippe, Antennen etc.) hin, dann unter den optischen Ganglien zurücklaufend fließt der Strom durch den Hals und längs des Körpers beiderseits nach hinten. Ein Rückstrom wurde auch

(bei Acridiern) in einem besonderen, den Bauchstrang einschließenden Hohlraum von Graber beobachtet. Dieser Raum ist bei einigen

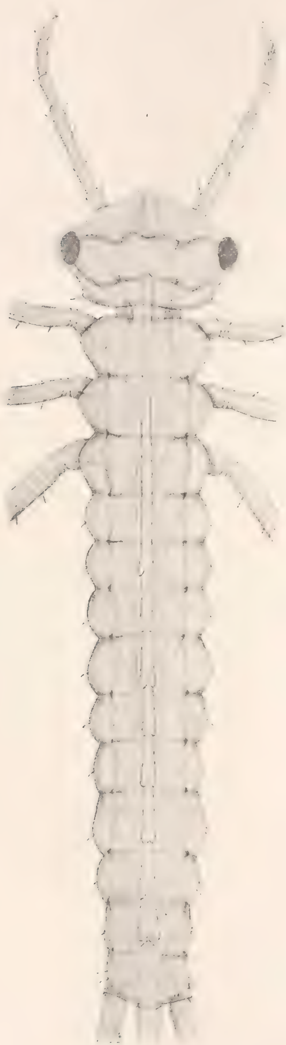


Fig. 73.

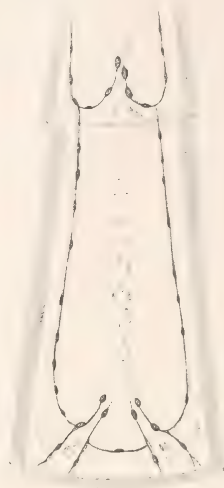


Fig. 74.

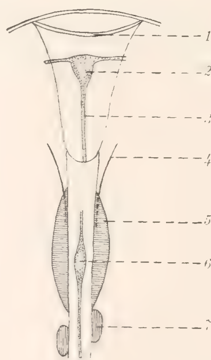


Fig. 75.

Fig. 73. Junge **Agrioniden**-Larve. Länge 3 mm (ohne Antennen und Cerci). Vergr. 45:1.

Fig. 74. Letzte Herzkammer derselben. Vergr. 1:280.

Fig. 75. **Bacillus gallicus.** Vorderende des Rückengefäßes, Ventralseite. *1* An der Stirnwand angesetzter Muskelbogen, *2* Ganglion frontale, *3* Nervus recurrens, eine Strecke weit im Innern des Rückengefäßes verlaufend, *4* Nervus pharyngeus, *5* Ganglion supraintestinale anterius seu aorticum, *6* Ganglion oesophageum, *7* Ganglion supraintestinale posterius. (Nach DE SINÉTY.)

Insekten, ähnlich dem pericardialen Sinus, durch ein pulsierendes Diaphragma von der Körperhöhle abgeschlossen.

Besonders konstant treten sogenannte Flügelmuskeln auf, welche in fast dreieckiger Gestalt sich mit ihrem verjüngten Ende an die latero-dorsale Wand ansetzen und paarweise (je 1 Paar für jede Kammer), angeordnet sind.

Die Anatomen, welche die Herzbewegungen zuerst beobachtet haben (CARUS 1827, STRAUS, DURCKHEIM 1828, BOWERBANK 1833, NEWPORT 1839, VERLOREN 1847) nahmen einfach an, daß die Erweiterung des Schlauches (Diastole) durch die rhythmischen Kontraktionen der Flügelmuskeln bewirkt wird.

GRABER (1877) hat eine andere Theorie ausgedacht. Nach ihm setzen sich die Flügelmuskeln nicht direkt an das Herz, sondern laufen mit ihren Ausbreitungen in das Septum infracardiacum hin. Jene Scheidewand, welche in der Ruhe nach oben gewölbt ist, wird durch die Kontraktion der Muskeln gespannt und flachgedrückt. Die Wirkung der Flügelmuskeln besteht also nicht darin, das Herz direkt zu erweitern, sondern den Pericardialsinus geräumiger zu machen und den Zufluß des Blutes aus der Leibeshöhle in denselben zu befördern. Die Erweiterung würde durch die Elastizität der Wände, vielleicht durch die Spannung einzelner außerhalb des Herzens radiär gestellter Fasern erfolgen. Es ist richtig, daß bei gewissen Insekten (Larve von Oryctes rhinoceros) das hier schön fensterartig durchbrochene Septum hauptsächlich durch die Ausbreitungen der Flügelmuskeln gebildet wird. Bei anderen aber (Phasmiden, Corethra) ist ein Septum nicht vorhanden und doch sind die Flügelmuskeln deutlich ausgebildet. Die Anheftung findet in solchen Fällen am Herzen selbst statt und es ist anzunehmen, daß, bei den Insekten überhaupt, ein Teil der Muskelfasern sich am Herzen inseriert und also beim Oeffnen der Ostien während der Diastole tätig wird.

Bei Locustiden und Acridiern gibt es nach KOWALEVSKY (1894) außer den seitlichen Ostien paarige, das Septum infracardiacum durchsetzende Oeffnungen, welche einzelne Herzkammern mit der Leibeshöhle direkt verbinden.

Das Herz besteht bei Blatta aus 13 Kammern mit 12 Paaren Ostien und Flügelmuskeln, die höchste Zahl, welche bei den Hexapoden erreicht wird. Bei den Thysanuren gibt es 9 Kammern, während bei Macrotoma (Collembola) sich diese Zahl auf 5 reduziert. Bei den Pterygoten, mit Ausnahme der Blatta, ist das Herz auf das Abdomen beschränkt und besitzt höchstens 8 Ostienpaare. So hat man 8 Ventrikel bei Melolontha, Rhynchophorus, Sphinx, Locusta gezählt, 7 bei Lucanus, 5 bei Bombus; 4 bei Calosoma (Larve) und bei Musca. Die Aorta durchzieht den Thorax und läßt sich stets bis in den Kopf verfolgen. Bei den Lepidopteren bildet die Aorta im Thorax eine dorsalwärts gerichtete Schlinge mit ansehnlicher Erweiterung

(Fig. 59). Eine andere im Kopf befindliche Ampulle, welche einen Ast an das Auge und einen anderen in der Richtung des Fühlers abgibt, wurde von Burgess beobachtet. Einige Arten (Bombyx mori, Macroglossa stellatarum) haben an der Fühlerbasis eine pulsierende Ampulle, welche den Blutstrom in den Spaltraum der Antenne befördert (Selvatico). Ein ähnliches Organ findet sich bei Blatta (Mary Pawlova).

Die Wasserwanzen (Notonecta, Ranatra, Corisa, Belostoma), besitzen in den vorderen Tibiae eine durch Muskeln gespannte Membran, welche sich rhythmisch kontrahiert. Die Tibialhöhle wird dadurch in 2 Kammern geschieden. Da bei jeder Kontraktion eine der Kammern sich verengt, so wird der Blutstrom dadurch beschleunigt. (Behn, Locy, Brocher).

Die geflügelten Ameisen (Lasius niger ♂ und ♀) haben in Meso- und Methathorax ein außerhalb der Muskeln liegendes muskulöses Diaphragma, welches durch seine Kontraktionen den Kreislauf befördern soll (Janet).

Bei Ephemerenlarven treten von der letzten Herzkammer aus eigenwandige Blutgefäße in die 3 Schwanzkiemen ein. Die Klappen der letzten und vorletzten Herzkammer sind hier so gestellt, daß sie einen Rücktritt des Blutes aus der letzten in die vorletzte verhindern. Bei der Kontraktion der letzten Kammer wird deshalb das Blut in die 3 Arterien der Schwanzkiemen hineingetrieben.

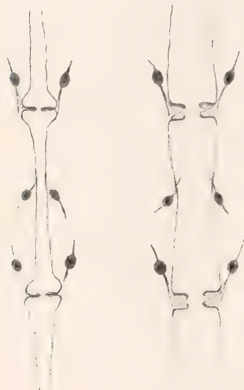


Fig. 76. Eine Herzkammer von **Corethra plumicornis** (Larve), mit den birnförmigen Zellen. Vergr. 1:250. Links Systole, rechts Diastole.

Bei Agrion (Larve von 3 mm) fehlen die seitlichen Ostien vollkommen oder sie sind geschlossen. Das Blut tritt in die letzte Kammer (bei jeder Diastole) durch 2 endständige mit Ventilen versehene Spalten ein. Das Herz besteht aus 8 Kammern, welche durch 7 Klappenpaare voneinander getrennt sind. — Bei der Corethralarve (Culicide) gibt es außer den seitlichen Ostien 2 endständige, durch Weismann (1866) entdeckte Spalten. Außerdem zeigt die hintere, deutlich erweiterte Kammer 6—8 Paare nach innen hervorragender, zelliger Verdickungen, welche, sich aneinanderlegend, als Ventile wirken und bei jeder Systole den Rückfluß verhindern. Die äußerst zarten (durch Goldchlorid sichtbar gemachten) Flügelmuskeln setzen sich in Form eines weitmaschigen Plexus an die Herzwand und halten dieselbe mehr oder weniger gespannt. — Das Herz der Insekten wird von 2 Quellen innerviert; 1) von dem sogenannten sympathischen System, speziell von den vorderen paarigen Ganglien (Ganglia cardiaca); 2) von gewissen, dem Herzen entlang paarweise angeordneten Zellen, welche als eigene Centra von sich aus wirken sollen. Letztere Elemente (birnförmige Körper, R. Wagner, apolare Zellen, Dogiel) sind bei der Corethralarve besonders deutlich (16—18 Paare bildend) und mit den Flügelmuskeln in inniger

Beziehung (Fig. 76). Auch bei Menopon pallidum (Mallophaga) sind ähnliche Zellen von WEDL und LEIDIG beschrieben worden.

Die Kontraktionen des Herzens können bei halbdurchsichtigen Insekten (Termes ceylonicus, Larven von Agrion, Ephemeren, Corethra) am lebenden Tier beobachtet werden. Die Kontraktion, welche hinten anfängt, setzt sich in der Regel wellenförmig längs des Herzrohres fort. Die Zahl der Schläge wechselt je nach den verschiedenen Arten (von 16—20 in der Minute bis 80 und mehr). Außerdem wird das Tempo durch Erhöhung der Temperatur, Bewegung, Aufregung des Tieres usw. in hohem Maße beschleunigt. Auf einem mit der Rückenhaut abgetrennten Herzen (Larve von Aeschna), kann man unter Salzwasser die Herzpulsation stundenlang bewundern. Selbst abgeschnittene Teile setzen ihre Kontraktion eine Zeitlang fort.

Phylogenetisch kann das Rückengefäß der Insekten von dem Herzen der Anneliden abgeleitet werden. Die für letzteres charakteristischen, durch die Bildung der Tracheen unnütz gewordenen Seitenäste hätten sich nach und nach zurückgebildet.

XII. Die Respirationsorgane.

A. Das Tracheensystem.

Die Atmungsorgane der Antennaten sind luftführende Kanäle (Tracheen), welche einerseits durch paarige, streng segmental angeordnete äußere Oeffnungen (Stigmen) mit der Außenwelt kommunizieren, andererseits durch gewöhnlich sehr zahlreiche und in feinste Aestchen aufgeteilte Ramifikationen sich überall im Körper und seinen Anhängen ausbreiten und zwischen die verschiedenen Organe, ja zwischen die einzelnen Zellen eindringen. Die Abwesenheit eines Systemes von Blutkapillaren ist auf diese Weise ersetzt. Da der Tracheenbaum sich überall verästelt, so dringt der Sauerstoff osmotisch direkt von den Tracheen in die Gewebselemente ein. Die Organe (Muskeln, Eierstock, Retina etc.), in welchen ein reger Stoffwechsel stattfindet, haben besonders üppig entwickelte Tracheenbüschel. Das Endnetz ist manchmal so fein (Magen, Speicheldrüsen), daß jede einzelne Zelle von einer besonderen Tracheenschlinge umgeben ist.

Außer seiner respiratorischen Funktion dient der Trachealapparat noch als Stützorgan. Der Fettkörper, der Darm, die Speicheldrüsen, der Genitalapparat, sind durch die Tracheen in situ gehalten. Das die verschiedenen Organe umgebende Trachealnetz ersetzt in dieser Hinsicht das Bindgewebe der Vertebraten. Die Zergliederung eines Insekts besteht hauptsächlich in der Entfernung der Tracheenäste, welche die Eingeweide umspinnen.

Die Struktur der Tracheen ist überall im wesentlichen die nämliche, mögen wir einen Hauptstamm oder einen feinen Endzweig ins Auge fassen. Innen ist die Trachea von einer Cuticula (Intima) ausgekleidet, welche eine Fortsetzung der äußeren Chitinhaut des Körpers ist und wie diese bei der Häutung abgeworfen wird. Die Intima ist in einer spiralig verlaufenden Linie verdickt. Dieser chitinige Spiralfaden dient hauptsächlich dazu, die Tracheen offen zu halten. Am besten gelingt es, vom Bau der Tracheen eine adäquate Vorstellung zu gewinnen, wenn man sich einen jener zu Gas- und Wasserzwecken gebräuchlichen Gummischläuche denkt, welche inwendig durch einen

spiralig verlaufenden Metalldraht versteift sind. Die Intima ist außen umkleidet von einer Zellage, an der die Zellgrenzen oft schwer nachweisbar sind. Die Zellage stellt das Epithel dar, welches die Intima ausscheidet und ist eine Fortsetzung der äußeren Hypodermis. Manchmal (Larve von Aeschna) ist das Tracheenepithel bräunlich pigmentiert. An größeren Aesten kann man außerhalb der pigmentierten Zellen eine mit Fetttröpfchen besetzte sog. Peritonealhülle wahrnehmen (Fig. 77). In den in Bildung begriffenen Organen (Ovarium der Blatta, der Termitenkönigin) ist das Epithel der Tracheen auffallend verdickt und vorspringend. Häufig kann der Spiralfaden mit Hilfe der Nadel isoliert und durch einfaches Ziehen auf großer Strecke abgerollt werden.

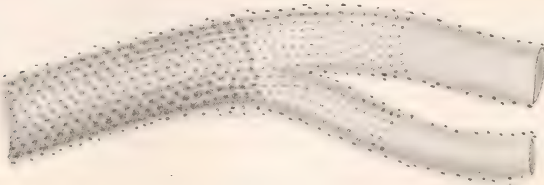


Fig. 77. Larve von **Aeschna** (Libelle). Stück einer Trachee. Vergr. 90:1.

Die äußeren Oeffnungen des Tracheensystems, die sogenannten Stigmen (Stigmata), zeigen in ihrem speziellen Verhalten eine wunderbare Mannigfaltigkeit. Bald liegen sie offen zutage, bald mehr versteckt in Hautfalten, bald bedeckt von den Flügeldecken (Coleopteren). Vom Rande des Stigmas ragen oft Borsten über dasselbe vor, welche in der zierlichsten Weise verästelt oder gefiedert sein können, so daß sie einen Reusenapparat darstellen, der beim Eintreten der Luft Fremdkörperchen, Staub, usw. zurückhält. Apparate besonderer Art finden sich am Körperende gewisser Käferlarven (Donacia, Haemonia), welche ihre Endhacken in Wasserpflanzen einbohren und mittelst derselben Sauerstoff aufsaugen. Oft ist die äußere Oeffnung selbst eng, spaltförmig, in andern Fällen dagegen ist sie groß, aber von einer siebartig durchbrochenen Membran überspannt. Unter jedem Stigma, am Anfang eines jeden Haupttracheenstammes, befindet sich ein besonderer, mit Muskeln versehener Verschlußapparat, an welchen Nerven herantreten und durch welchen die Tracheen nach außen vollständig abgeschlossen werden können.

Man ist zu der Annahme berechtigt, daß das Tracheensystem der Antennaten ursprünglich aus ebenso vielen Paaren isolierter Tracheenbüschel und Stigmen bestand, als Körpersegmente vorhanden waren, das Aftersegment abgerechnet. Ueberall aber traten, und zwar zunächst am vordersten und am hintersten Leibesende, Reduktionen ein, die bis zur Reduktion der Stigmen auf ein Paar führen konnten, und es erlitt das Tracheensystem Modifikationen, von denen die wichtigste eine Verbindung der verschiedenen ursprünglich voneinander getrennten Tracheenbüschel durch Quer- und Längsanastomosen ist.

Mit Rücksicht auf die zerstreute, unregelmäßige Ausmündung der Tracheen bei den Protracheaten ist darauf hinzuweisen, daß die Verhältnisse des Tracheensystems aller Antennaten auf eine streng segmen-

tale Ausmündung der Tracheen bei der Stammform derselben hinweisen. Nie kommt bei Antennaten mehr als ein Tracheenpaar auf ein Segment.

Das Tracheensystem bietet bei einzelnen Thysanuren (Machilis, Campodea) insofern ursprüngliche Verhältnisse dar, als die Längs- und Queranastomosen fehlen. Doch sind sie bei anderen Thysanuren vorhanden (Iapyx, Nicoletia, Lepisma und einzelne Machilisarten). Die häufigste Zahl der Stigmenpaare scheint 10 zu sein

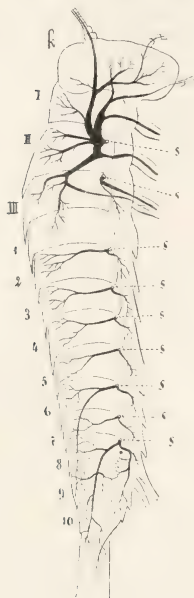


Fig. 78.

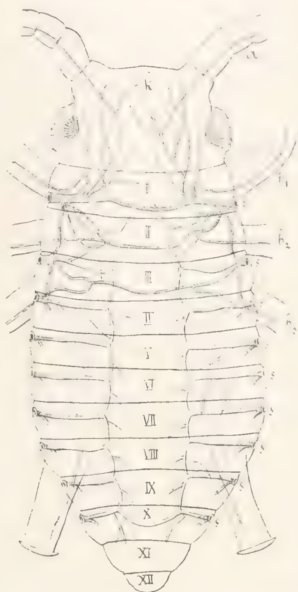


Fig. 79.

Fig. 78. **Machilis maritima,** von der Seite. Das Tracheensystem der rechten Seite dargestellt (nach OUDEMANS). *k* Kopf, *I, II, III* Thoracalsegmente, *1—10* Abdominalsegmente, *s* Stigmen.

Fig. 79. Halb entwickelte Larve eines agamen, ungeflügelten Weibchens von **Aphis pelargonii.** Das Tracheensystem von oben gesehen (nach WITLACZIL). *k* Kopf, *a* Antenne, *I, II, III* Segmente des Thorax, *IV—XII* Segmente des Abdomens, b_1, b_2, b_3 die 3 Beinpaare, *s* die Stigmen des Tracheensystems.

(Nicoletia, Lepisma, Lepismina); in diesem Falle kommen 2 auf den Thorax und 8 auf das Abdomen. Machilis maritima hat nur 9 Stigmenpaare: 2 thoracale und 7 abdominale; Iapyx soll 11 Stigmenpaare besitzen, nämlich 7 am Abdomen und, ein bei den Antennaten ganz allein dastehendes Verhalten, 4 Stigmenpaare an der Brust. Bei Campodea ist die Zahl der Stigmenpaare auf 3 reduziert, die dem Thorax (das letzte vielleicht dem ersten Abdominalsegment) angehören.

Quer- und Längsanastomosen scheinen bei allen geflügelten Insekten vorhanden zu sein. Unter den Längsanastomosen bildet sich jederseits eine zu einem besonders kräftigen Tracheenlängsstamme aus. So hat man den Eindruck (z. B. bei Libellenlarven), daß diese Längsstämme den zentralen Teil des Tracheensystems bilden, von welchem, neben zahlreichen sich im Körper reich verästelnden Seitenästen, auch solche abgehen, die zu den Stigmen verlaufen und durch sie nach außen münden (Fig. 73).

Die Zahl und Anordnung der Stigmen variiert innerhalb weiter Grenzen. In der Regel kommen bei einem und demselben Insekt auf einer und derselben Altersstufe nicht mehr als 10 Stigmenpaare zugleich vor.

Die Termiten, die Blattiden, welche als primitive Formen betrachtet werden, haben 10 Stigmenpaare. Das erste liegt am Vorderrand des Mesothorax, die folgenden am Vorderrand der 9 folgenden Segmente. Die Aeste lassen sich in 6 Systeme einteilen: 1) die kurzen quergestellten Stigmenäste (primitive Aeste); 2) die dorsalen Längsanastomosen (dorsale Längsarkaden); 3) die lateralen Längsanastomosen (laterale Längsarkaden); 4) die dorsalen Queräste; 5) die ventralen Queräste; 6) die ventralen Längsanastomosen. Letztere sehr fein oder unvollständig.

Die höheren (metabolischen) Insekten haben in der Regel 8—9 Stigmenpaare, deren 2—3 dem Thorax, 5—7 dem Abdomen angehören. Bei den Käfern ist das 1. Paar, wegen der starken Ausbildung des Pronotum, nach unten verdrängt, hinter dem Gelenk der vorderen Coxae, die 7—8 übrigen Paare unter den Flügeldecken versteckt. Die Prachtkäfer (Buprestiden) haben 10 Stigmenpaare, deren 3 dem Thorax angehören (Künckel d'Herculais). Die Hymenopteren, die gewöhnlich der metathoracalen Stigmen entbehren, haben stets ein großes, auf dem mediären Segment befindliches Stigma. Bei den Ameisen fehlt (nach Janet) das prothoracale Stigma, dafür findet man eines auf den 2 folgenden Thoraxringen. Die Dipteren haben ein großes Prothoracalstigma und ein 2. metathoracales in der Nähe der Halteren. An diesem letzteren ist bei Musciden der Summapparat (schwingende Lamellen) besonders entwickelt.

Ein Tracheensystem, welches sich durch zahlreiche offene Stigmenpaare auszeichnet, wird als holopneustisch bezeichnet. Die Imagines der weitaus großen Mehrzahl der Insekten sind holopneustisch, wenn sich auch die Zahl der Stigmen vorzugsweise am Abdomen reduzieren kann.

Interessante Verhältnisse, welche für die morphologische Auffassung von größter Wichtigkeit sind, zeigt das Tracheensystem der Insektenlarven.

1. Das ursprünglichste Verhalten findet sich bei denjenigen Insekten mit allmählicher Verwandlung, deren Larven auf allen Entwickelungsstadien auf dem Lande leben (Termiten, Orthoptera). Hier sind die Larven holopneustisch und das Tracheensystem der Larve wird einfach zu demjenigen der Imago. Auch bei Insekten mit vollkommener Verwandlung können holopneustische Larven vorkommen, so bei Schmetterlingsraupen, Käfer- und Hymenopterenlarven. Jedoch fehlen bei Raupen, Tenthredineen- und Käferlarven die Stigmen auf dem 2. und 3. Thoraxring. Eine von Blanchard (1868) aufgestellte Hypothese, nach welcher die Abwesenheit der meso- und metathoracalen Stigmen der Larven mit der Flügelbildung in Beziehung sei, hat sich als nicht stichhaltig erwiesen. Die Käfer (Imagines) haben,

trotz der Anwesenheit von Flügeln, meso- und metathoracale Stigmen (KÜNCKEL 1886). Bei den Lepidopteren ist die Gegenwart eines mesothoracalen Stigmenpaares von den meisten Autoren als erwiesen betrachtet (SHARP II, 313). Unter den Hymenopterenlarven besitzt die Bienenlarve 10, die Encyrtuslarve 9 Stigmenpaare. Das 1. Körpersegment trägt keines. Da dieses erste Segment später zur Kopfbildung mit herangezogen wird, so erscheint das 1. (mesothoracale) Stigmenpaar nach der Verwandlung weiter nach vorn gerückt.

2. Durch Anpassung an verschiedene Lebensweise kann das holopneustische Tracheensystem sich in verschiedener Weise modifizieren. Es sind nämlich bei den im Wasser lebenden Larven der Perliden, jüngeren Libellen, Ephemeren, Sialiden, Phryganen etc., keine offenen Stigmen vorhanden; das Tracheensystem ist vollständig geschlossen, ist apneustisch. Doch sind die Anlagen der von den Stigmen zu den Längsstämmen verlaufenden Tracheenäste vorhanden: nur sind sie luftleer. Erst beim Uebergang des letzten Larvenstadiums in die Imago werden die erwähnten Stränge hohl und das Tracheensystem wird holopneustisch. Alle diese Larven atmen durch Tracheenkiemen.

3. Es können durch Anpassung an das Leben im Wasser oder an das parasitische Leben alle Stigmen bei der Larve verschlossen bleiben mit Ausnahme des letzten Paares. Das Tracheensystem wird dann als metapneustisch bezeichnet. Die Larven schöpfen mit diesem am Hinterleibsende gelegenen Stigmenpaare, dessen Umgebung sich häufig siphoartig verlängert oder mit andern zweckmäßig gebauten Einrichtungen versehen ist, Luft an der Oberfläche des Wassers oder in den Luftsäcken des Wirtes. Metapneustisch sind die Larven mehrerer Wasserkäfer und viele im Wasser oder parasitisch lebende Dipterenlarven.

4. Bisweilen ist außer dem hintersten noch ein vorderes (prothoracales) Stigmenpaar vorhanden. Ein solches amphipneustisches Tracheensystem besitzen manche parasitisch oder halb-parasitisch lebenden Dipterenlarven (Oestridae, Asilidae), welche nur ihr vorderes und hinteres Leibesende aus dem den übrigen Körper umgebenden Medium hervorstrecken. Die Stigmen der meta- und amphipneustischen Fliegenlarven geben bei der Verwandlung zugrunde. In allen Fällen, wo die Larve nicht holopneustisch ist, sind doch die imaginalen Stigmenäste der Anlage nach vorhanden. Von solchen während der Larvenperiode latent bleibenden Anlagen muß man die rudimentären Stigmenäste unterscheiden, die bei Imagines vorkommen und als funktionsunfähig sich erweisen. Es handelt sich hier um verschwindende Stigmen. Vielfach sind mehrere (und zwar die letzten) Stigmenpaare gänzlich verschwunden.

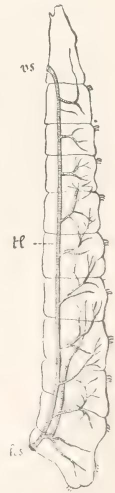


Fig. 80. **Rechtseitiges Tracheensystem einer Fliegenmade,** von der Seite gesehen. *vs* Vorderes, *hs* hinteres Stigma, *tl* Tracheenlängsstamm.

Gewisse Larven (Chironomus, Tanypus), welche gewöhnlich im Schlamm der Teiche leben, haben, wenn sie in große Tiefe gelangen, ihre

Tracheen luftleer (F. Forel). Vollkommene Luftleere wird ferner beobachtet: 1) bei manchen entomophagen Larven, z. B. in der 1. Phase, bei der in Hyponomeutaraupen schmarotzenden Encyrtuslarve; 2) bei einigen mit Tracheenkiemen atmenden Wasserlarven. Jedoch sind die Verhältnisse hier sehr ungleich, indem einzelne im Wasser lebende Larven (Berosus) schon innerhalb des Eies, andere einige Zeit nach dem Ausschlüpfen ihre Tracheen mit Luft füllen (Brocher).

Die Larve von Gymnosoma rotundatum (Fliege), welche im Hinterleib von Raphigaster grisea schmarotzt, füllt ihre Tracheen, indem sie ihre Endstigmen mit den Tracheen der Wanze in Berührung bringt. Dasselbe Betragen wird bei den Ichneumonenlarven beobachtet. Andere parasitische Larven (Tachina, Stylops) helfen sich dadurch, daß sie ihre Endstigmen zwischen 2 Segmenten ihres Wirtes hervortreten lassen.

Manchmal bieten die Tracheen ampulläre Erweiterungen dar. Man kann unter diesen Bildungen verschiedene Formen unterscheiden: Bei den Dytiscus- und Cybisterlarven (Fig. 8) sieht man beiderseits 8 sackförmige Ampullen, welche den Längsstämmen homolog mit einem Spiralfaden versehen sind. Diese Säcke, welche vom letzten Stigma aus gefüllt werden, dienen dazu, der im Wasser tauchenden Larve ihren Luftvorrat zu sichern. — Längs der longitudinalen Tracheenstämme gelegene Luftsäcke werden ebenfalls bei den Larven von Cyphon und Helodes beobachtet (Brocher).

Aepus Robinii, eine Carabide, welche am Meeresufer unter Steinen sich aufhält und täglich von der Flut überschwemmt wird, hat am Ende des Abdomens 2 spiralig gestreifte Luftsäcke. Hydrophilus, der Wasserkäfer, besitzt 4 Luftblasen unter der Rückendecke, zwischen Metathorax und Abdomen.

Die Honigbiene, die Hummel usw. haben im Abdomen 2 große, oberflächlich gelegene Ampullen, welche ebenfalls mit einem Spiralfaden versehen sind. Diese, mehrere Aeste abgebenden, mit Luft gefüllten Säcke dienen hauptsächlich dazu, das Körpergewicht zu vermindern.

Die Fliegen (Eristalis, Volucella) haben im Hinterleib 2 große Hauptampullen und etliche kleinere im Kopfe und im Thorax. Die Wand jener Bildungen zeigt zahlreiche dehnbare, quere Falten und in den Zwischenräumen eine längsgerichtete, äußerst zierliche Streifung.

Die Larve von Corethra bietet 2 Ampullenpaare dar, das eine im 3., das andere im 10. Segmente. Diese äußerlich mit Pigmentzellen verzierten Säcke üben eine hauptsächlich hydrostatische Funktion aus, indem sie die Larve horizontal im Gleichgewicht erhalten. Jene Ampullen, welche beim Ausschlüpfen aus dem Ei Serum enthalten, werden einige Zeit darauf ziemlich plötzlich mit Luft gefüllt (Meinert 1886). Da die Stigmen vollkommen fehlen, die Tracheen selbst noch rudimentär erscheinen, so muß die Corethralarve von dem umgebenden Wasser die Luft ausziehen und nachträglich vom Blut aus an die Ampullen abgeben.

Zahlreiche Käfer (Scarabaeidae, Buprestidae) sind dadurch ausgezeichnet, daß sie im erwachsenen Zustand mit zahlreichen kleinen, dehnbaren Ampullen ausgestattet sind, welche mit Fettlappen vermischt den Tracheen anhängen (Fig. 81). Unter dem

Mikroskop zeigen jene Ampullen eine polygonale, durch sternförmige Falten gebildete Zeichnung. Jedem in der Cuticula liegenden Sternchen entspricht eine abgeplattete Matrixzelle. Die Funktion solcher Ampullen besteht darin, den schwerfälligen Käfer (Oryctes, Melolontha, Sternocera) flugfähig zu machen. Den sich zum Flug vorbereitenden Käfer sieht man mit etwas abgehobenen Flügeldecken eine Zeitlang inspiratorische Bewegungen ausführen. Wie bekannt, sind die abdominalen Stigmata unter den Flügeldecken versteckt.



Fig. 81. A 3 Luftampullen von **Oryctes rhinoceros** (Lamellicornia) aus Ceylon. Vergr. 6:1. B Wand einer Luftampulle. Vergr. 220:1. (Nach C. Ferrière.)

Andere Insekten haben statt eigenwandiger Ampullen interstitielle Räume, welche beständig mit Luft gefüllt sind. So besitzt der Dytiscus im Meso- und Metathorax 4 große, durch das 1. Abdominalstigma sich ausfüllende Kammern. Die Wanderheuschrecke, welche weite Reisen unternimmt, hat auch große Luftkammern im Hinterleib. — Die indische Fulgora maculata hat außer der in der sogenannten „Laterne" befindlichen Kammer eine große abdominale Lufthöhle, welche mit der ersteren durch einen Kanal kommuniziert. Solche nicht dehnbare Kammern zeigen natürlich keine Falten. — Bei den singenden Cicaden haben die abdominalen Lufträume die Funktion eines Resonators übernommen.

Bei den Wasserinsekten kann man manchmal inspiratorische und exspiratorische Stigmen unterscheiden. So z. B. sind bei Notonecta die letzten Stigmen inspiratorisch, die seitlichen dagegen exspiratorisch. Bei Hydrophilus wird die von den mesothorakalen Stigmata eingeatmete Luft in Luftblasen aufgespeichert, hernach unter den Flügeldecken ausgeatmet durch die dorsalen Bauchstigmata. Der Dytiscus inspiriert mit dem 7. und hauptsächlich mit dem 8. Stigmenpaar, im Augenblick, wo er sich an der Oberfläche umkehrt. Die sechs ersten abdominalen Paare sind exspiratorisch. Dem ersten kommt insofern eine besonders wichtige Rolle zu, als die Luft der Kammern durch jene Oeffnung austreten kann, um sich unter den Flügeldecken aufzuspeichern. Dieser Luftvorrat dient dazu, das Körpergewicht zu vermindern und die Flügel trocken zu halten (Brocher).

Bei Nepa (Wasserwanze) schwellen die beiden Längsstämme im Thorax zu einigen großen Luftblasen an. Zwischen diesen Blasen befinden sich 2 längliche Körper, die von L. Dufour (1833) als Sachets sous-scutellaires, von W. Dogs (1909) als Tracheenlungen beschrieben worden sind.

Diese Organe bieten sich je nach den vorliegenden Individuen unter einem doppelten Anblick dar. Bei der ersten, namentlich bei jungen Individuen zu beobachtenden Form nimmt man Längsmuskelfasern wahr (der Flügel-Muskulatur zugehörend) mit eingeschalteten polyëdrischen oder spindelförmigen, an die pericardischen erinnernden Zellen, ferner zahlreiche, quergerichtete Tracheen, welche ein feinmaschiges Netz bilden. Bei der zweiten Form, bei welcher die Muskeln geschwunden sind, taucht das Tracheennetz in eine parenchymatöse Masse unter, in welche Kerne eingestreut sind. Diese ziemlich rätselhaften Organe sollen nach Dogs die Funktion von Lungen ausfüllen. Bei Ranatra besitzen die entsprechenden Organe eine viel ausgesprochenere muskuläre Struktur.

B. Die Tracheenkiemen.

Ueber diese eigentümlichen Atmungsorgane ist schon im Abschnitt „Flügel" einiges gesagt worden. Außer bei den dort erwähnten Ephemeriden-, Phryganiden- und Sialidenlarven kommen Tracheen-

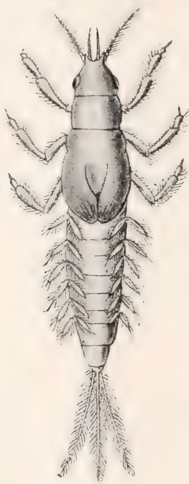


Fig. 82.

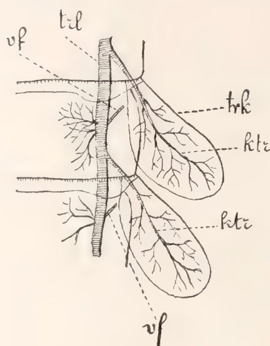


Fig. 83.

Fig. 82. **Ephemeridenlarve** mit je zwei Tracheenkiemen jederseits an den Abdominalsegmenten und mit den drei Schwanzfäden (Cerci) (nach Leuckart).

Fig. 83. Rechte Hälfte der mittleren Abdominalsegmente von der Larve von **Baetis (Cloë) binoculatus** mit Tracheenkiemen (nach Palmen). *ktr* Kiementracheen, *trk* Tracheenkiemen, *trl* Tracheenlängsstamm, *sf* strangförmige Anheftungsfäden der Längsstämme an die Haut (Stigmenstränge).

kiemen, d. h. zarthäutige Fortsätze des Körpers, in welche hinein sich Tracheen erstrecken, auch noch bei den Larven der Perliden, Odonaten und bei den im Wasser lebenden Larven vereinzelter Arten von Dipteren, Hymenopteren, Lepidopteren und Coleopteren vor.

Bei den Ephemerenlarven sind 6 Paare membranöser Kiemen seitlich am Abdomen angehängt; ferner haben diese Larven drei terminale Cerci, welche auch als Kiemen betrachtet werden (Fig. 82).

Bei den Phryganidenlarven sind die am Abdomen sitzenden Tracheen fadenförmig. Einige Arten (Macronema) zeigen am letzten Ring ausstülpbare Taschen, welche zwar keine Tracheen aufweisen, aber wegen ihrer Zartheit als Blutkiemen gedeutet werden. — Die Sialidenlarven haben beiderseits am Abdomen 7 Paare fadenförmiger, segmentierter Kiemen, welche beständig in einer zierlichen wellenförmigen Bewegung begriffen sind.

Bei den Perliden sind die röhrenförmigen, meist büschelartig angeordneten Kiemen an verschiedenen Körperstellen angebracht. Manchmal bleibt bei der Imago, neben den Stigmen, ein Teil jener Büschel bestehen, ein Beweis, daß (wenigstens in diesem Fall) die Stigmen sich nicht auf Kosten der larvalen Kiemen gebildet haben.

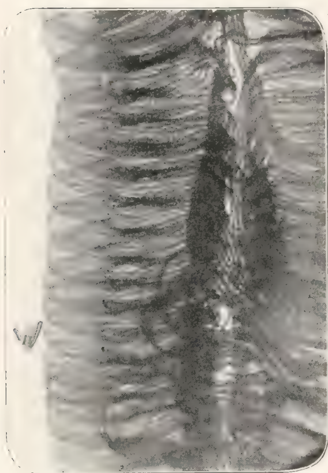


Fig. 84.



Fig. 85.

Fig. 84. Erwachsene Larve von **Libellula quadrimaculata.** Rectalkiemen. Vergr. 18:1. (Nach einer Phot. von Ris.)

Fig. 85. Larve von **Berosus aericeps** (Hydrophilide). Vergr. 6:1. (Nach Brocher.)

Bei den Libellenlarven sind die Kiemen entweder äußerlich (Agrion) und dann als drei endständige Cerci ausgebildet, oder innerlich (Libellula, Anax, Aeschna) und im letzten Fall in Form von zierlichen Lamellen an der Innenfläche des Rectums befestigt (Fig. 84). Der Wasserstrom, der durch den After ein- und austritt und die Kiemen bespült, dient noch dazu (durch den Rückstoß), die Larve vorwärts zu bewegen. Die Rectalkiemen sind, wie die Darmfalten, auf 6 Reihen angeordnet.

Fadenförmige Kiemen kommen vor unter den Lepidopteren, bei der aquatischen Raupe der in Ceylon vorkommenden Nymphacta chrysonalis[1], unter den Coleopteren bei den Larven von Cnemidotus, Pelobius, Gyrinus, Berosus (Fig. 85). Bei den Elmislarven bestehen die Kiemen aus zarten, endständigen, ausstülpbaren Büscheln. Jene meist tracheenlosen Anhängsel können als Blutkiemen betrachtet werden.

Endlich können Tracheenkiemen auch im Puppenstadium sich bilden und eine Zeitlang die Atmung besorgen. So weist die Puppe von Hemerodromia praecatoria (Dipt.) 8 Paare längs des Körpers aufsitzender, fadenförmiger Kiemen auf (Brocher).

Bei den Puppen der Culiciden finden sich am Rücken des Thorax 2 Röhren (die sogenannten Atemtrompeten), welche behufs Respiration über den Wasserspiegel emportauchen und dazu bestimmt sind, die Luft in die Tracheen zu führen.

Die Puppe von Corethra trägt auf dem Thorax zwei hohle Fortsätze, welche als Kiemen funktionieren. Diese mit einer Stigme in Verbindung stehenden Fortsätze (Stigmenkiemen, Weismann) stellen die vorderen Luftsäcke der Larve dar, welche, infolge der Häutung, äußerlich geworden sind. Büschelförmige Atmungsfortsätze finden sich ebenfalls am Thorax der Chironomiden. — Die Puppe von Simulium (Dipt.) trägt hinter dem Kopfe 2 Kiemenbüschel, welche je aus vier zweispitzigen Fäden gebildet sind. — Bei Psychoptera paludosa (Tipulide) findet sich am Kopfe eine lange respiratorische Röhre, welche asymmetrisch bleibt, indem die zweite atrophiert.

Nach allem, was gesagt wurde, erweisen sich die Tracheenkiemen als, infolge von Anpassung an das Leben im Wasser, unabhängig voneinander entstandene Bildungen. Auf keinen Fall können sie als (von supponierten, aquatischen Vorfahren!) vererbte Organe angesehen werden.

XIII. Muskelsystem.

Von allen Tieren besitzen die Insekten die vollständigste und, in mechanischer Beziehung, vollkommenste Muskulatur. Manche unter ihnen zeigen, im Verhältnis zu ihrer Größe, eine bewundernswerte Kraft und Gewandtheit. — Fast immer gehören die Insektenmuskeln dem gestreiften Typus an. Bei einigen Arten jedoch ist in den Flügelmuskeln des Herzens die Streifung undeutlich. — Die Muskelfasern sind in der Regel zu Bündeln vereinigt, welche in einem Sarcolemm eingeschlossen sind. Die von einem Rest Cytoplasma umgebenen Kerne, meist kettenartig aufgereiht, sind bald im Innern, bald nach außen gelagert.

Die die Flügel bewegenden Muskeln sind dadurch ausgezeichnet, daß sie, eines Sarcolemms entbehrend, aus zahlreichen, nur lose vereinigten Fibrillen zusammengesetzt sind. Die schön entwickelte Querstreifung zeigt beiderlei Scheiben (dicke und dünne) sowie den intermediären Streifen besonders deutlich. Ferner sind die einzelnen

---

1) Eine europäische, ebenfalls im Wasser lebende Raupe, Hydrocampa nympheata, hat keine Kiemen und atmet durch die Haut.

Fibrillen durch zahlreiche Fettkörner voneinander getrennt, welche dem ganzen Muskel eine weißliche Farbe verleihen.

Was ihre Insertion betrifft, so löst sich die Muskelfaser in zahlreiche Fibrillen auf, welche die Hypodermiszelle durchsetzend bis in die chitinisierte Cuticula verfolgt werden können (Verson 1868, Snethlage 1905, Riley 1908, Holmgren 1907, 1910). Die bei der Häutung stattfindende Abtrennung kann man dadurch erklären, daß nicht die ganze Cuticula, sondern nur ihre äußere Schicht abgelöst wird.

Der größte Teil der Muskulatur des Stammes läßt sich auf ein paariges System dorsaler und ventraler intersegmentaler Längsmuskeln zurückführen. Diese an die Haut angesetzten Muskeln haben bei den Larven eine besonders typische Anordnung. In der Regel jedoch kann man längs- und schiefverlaufende Bündel unterscheiden, z. B. bei der Larve von Corethra, Volucella. Die queren, tergosternalen Muskeln sind als exspiratorisch zu betrachten.

Die Insekten (Imagines) haben im Kopfe und besonders im Thorax zahlreiche, äußerst fein differenzierte Muskeln, welche dazu bestimmt sind, die verschiedenen Extremitäten zu bewegen. Die zur Bewegung der Antennen bestimmten sind andererseits am Tentorium befestigt. Fühler sind in der Regel nach allen Seiten beweglich. Bei Blatta können die zahlreichen Glieder der Antennen alle gegeneinander flektiert und extendiert werden. Das Labrum hat seine eigenen Elevatoren und Depressoren. Für die Mandibeln gibt es kräftige, den größten Teil der Kopfkapsel ausfüllende Adductoren (Kaumuskeln), während die Abductoren verhältnismäßig schwach sind. Die die Maxillen bewegenden Muskeln, meistens vom Tentorium entspringend, welche beiderseits durch die Incisura maxillaris austreten, setzen sich teils an den Cardo, teils an den Stipes (an deren Dorsalseite) an. Die verschiedenen Teile (Taster, Lacinia, Galea) haben ihre eigenen Flexoren, Extensoren, Abductoren, Adductoren und Rotatoren. In der Unterlippe sieht man (auf Canadabalsampräparaten) längs-gerichtete und schiefe Fasern vom Mentum zur Ligula und von der Ligula zu den Tastern, Glossen und Paraglossen hinziehen. — Bei den Hemipteren sind die die Borsten bewegenden Muskeln, Pro- und Retractoren, mittels kleiner Hebelarme besonders angesetzt. Der in mehrere Bündel geteilte Dilatator pharyngis, von der inneren Fläche des Clypeus entspringend, setzt sich anderseits mittels einer senkrecht gestellten Membran an die bewegliche obere Schlundplatte an. Ein am Hinterteil des Tentorium angesesetzter Muskel ist speziell dem Spiel der Speichelpumpe gewidmet. Die im Thorax enthaltenen Muskeln zerfallen in: 1) Heber, Senker und Rotatoren des Kopfes; 2) Muskeln, welche den Prothorax als Ganzes bewegen; 3) Muskeln der Hüften (Adductoren und Abductoren); 4) Muskeln der Flügel. Drei im Innern des Thorax vorspringende Furcae sind dazu bestimmt, die Insertionsflächen zu vergrößern.

Die Beinmuskeln zerfallen in Extensoren und Flexoren, welche für jedes Glied (Femur, Tibia, Tarsus) im vorhergehenden enthalten sind. Beim Gehen teilen sich die Füße in 2 Gruppen: mit dem linken Mittelfuß bewegen sich die Vorder- und Hinterfüße der rechten Seite, mit dem rechten Mittelfuß die Vorder- und Hinterfüße der linken (Miall und Denny 1886).

Jeder Flügel hat mehrere Heber und Senker, welche in ventrodorsaler Richtung übereinander gelagert sind. Da der Flügel, einer

Schwingstange ähnlich, sich in ihrem Scharnier bewegt, so setzt sich der M. elevator nach innen, der M. depressor nach außen der Bewegungsachse mittels eines kleinen Hebelarmes an. Durch andere Muskeln (Abductoren, Rotatoren usw.), welche ihre Wirkungen mit den vorigen verbinden, wird die Gesamtbewegung in eine Schraubenbewegung übergeführt. Ihrer Flugweise nach kann man die Insekten unterscheiden in solche, bei denen sich beide Vorderflügel, resp. beide Hinterflügel miteinander bewegen, und solche, bei welchen die Flügel derselben Seite in ihrer Bewegung verbunden sind. Der erstere Modus findet sich bei Neuropteren und Orthopteren, der letztere bei Hymenopteren, Lepidopteren und Cicadinen. Im letzteren Falle sind Vorder- und Hinterflügel häufig durch kleine Häkchen miteinander verankert. Unter den Käfern fliegen die meisten mit gespreizten, einige jedoch (Cetoniden) mit geschlossenen Flügeldecken.

Histolyse der Flügelmuskeln. Die Ameisenköniginnen zeigen das eigentümliche Verhalten, daß ihre stets sehr kräftig entwickelte Flügelmuskulatur nach ihrer einmaligen Tätigkeit (Hochzeitsflug) vollkommen verschwindet. Die Muskelzellen werden in kurzer Zeit durch reihenweise gestellte Fettzellen ersetzt. Jedoch erfolgt Schwinden der Muskelsubstanz nicht durch Vermittelung von Phagocyten, wie dies bei der Metamorphose in großem Maßstabe stattfindet, sondern durch eine in der Körperflüssigkeit vor sich gehende Auflösung. Infolgedessen zeigt sich das Blut eine Zeitlang reichlich mit Eiweiß überladen. So erklärt sich, daß selbst eine halbverhungerte Königin noch imstande ist, Eier zu bilden und rechtzeitig zu legen. In die allein persistierenden Muskelscheiden dringen Leukocyten ein, welche, nach und nach in Fettzellen umgewandelt, die Rolle eines Nährvorrates übernehmen (Janet 1906—07). Es liegt somit in der Resorption der nach Abwerfen der Flügel disponibel gewordenen Flugmuskulatur, die dem Thorax der weiblichen Geschlechtstiere eine auffällige Entwickelung verleiht, eine wunderbare Ersatzquelle vor für den großen Substanzverbrauch, welcher während der Anlage einer neuen Kolonie durch intensives Eierlegen verursacht wird. Die gleiche Erscheinung zeigt sich auch bei den Termiten (Feytaud 1912)

XIV. Tonerzeugende Apparate.

Bekanntlich können viele Insekten Töne hervorbringen. Diese Töne, welchen im Leben der Insekten eine sehr verschiedene Bedeutung zukommt, werden vornehmlich erzeugt:

1) Durch Anschlagen mit dem Kopfe gegen härtere Gegenstände: Klopfen des Anobium in seinen Holzgängen, in der Volkssprache als „Totenuhr“ bezeichnet, der Bücherlaus, Psocus, death-watch, zwischen Papierblättern, des Termes bellicosus, convulsionarius, obscuriceps unter dürren Blättern, Holz; verschiedener wehrhafter neotropischer Ameisen, z. B. Arten der Gattungen Odontomachus und Dolichoderus in Brasilien (in diesem Fall Schreck- und Warnungssignal) usw. Das Klopfen von Anobium und Psocus ist wahrscheinlich ein Lockruf für das Weibchen. Bei Psocus ist der Postclypeus mit besonders kräftigen Muskeln ausgestattet.

2) Durch Anschlagen mit dem Abdomen. Es wird (von Junod) aus Delagoa berichtet, daß die großen Psammodes Bertolonii und procrustes, indem sie den Boden 3mal langsam und 22mal

schnell schlagen, ein eigentümliches Geräusch hervorbringen, nach welchem diese Insekten von den Eingeborenen als Baba-barrr bezeichnet werden.

3) Durch rasche Schwingungen der Flügel.

4) Durch Schwingungen blattförmiger Anhänge in den Tracheen. Diese liegen in kleinen Erweiterungen in der Nähe der Stigmen und werden bei den Atembewegungen durch das Ein- und Ausströmen der Luft in Schwingung versetzt. — Das Summen der Dipteren und Hymenopteren wird meistens durch eine Kombination von beiderlei Schwingungen (Flügel und Tracheenanhänge) hervorgebracht.

5) Durch Schwingung gespannter Membranen. Dieser beim Männchen der Singcicade vorkommende Apparat besteht aus einem Paar Trommelhäuten (dünne, elastische Stellen der Hautdecke) an den Bauchseiten des 1. Abdominalsegmentes und aus zum Spannen jener Häute bestimmten Muskeln. Die mit Luft erfüllte Abdominalampulle wirkt als Resonator. Zum Schutze der zarten Trommeln wölben sich über dieselben von vorn und von hinten her deckelartige Falten des Chitinskelettes. Das Singen des ♂ ist ein Lockruf für das ♀, wie schon Aristophanes bekannt war.

6) Durch Gegeneinanderreiben von rauhen, unebenen Chitinplatten und Leisten. — Bei der südafrikanischen, archäischen Orthopteren-Familie der Pneumorinae führt das 2. Segment des blasig aufgetriebenen Hinterleibes seitlich eine Schrill-Leiste. Durch Streichen der Hinterschenkel über diese Schrill-Leiste wird der Hinterleib zum Tönen gebracht. — Die Acridier geigen, indem sie ihre Hinterschenkel als Fiedelbogen über vorspringende Rippen der Oberflügel als Saiten hinwegstreichen. — Bei Locusta (♂) reibt die Basis des linken Vorderflügels gegen den darunterliegenden rechten Vorderflügel — bei Gryllus, Gryllotalpa werden die Hinterflügel gegeneinander gerieben; — bei Ephippigera sollen (nach Henneguy) beide Geschlechter musizieren.

Reduvius personatus, Coranus subapterus bringen einen Laut hervor, indem sie die Spitze des Schnabels an einer zwischen den Vorderhüften gelegenen Schrillleiste reiben.

Die Wasserwanzen aus der Gattung Corixa (C. striata Geoffroy) schrillen namentlich gegen Abend. Es geschieht bei diesen Insekten durch Reiben der löffelartig gestalteten Endigung der Vorderfüße gegen das Rostrum (Brocher).

Von einer Anzahl Bärenspinner, Arctiidae: z. B. Pericallia matronula, Setina irrorella, roscida, Kuhlweinii, aurita usw. besitzt der Metathorax der ♂ seitlich dünnhäutige, kapselförmige Auftreibungen, welche beim Fluge in Schwingung versetzt werden und schrillen. Der Ton wird besonders vernehmbar, wenn die ♂ in Liebeswerbung um die ♀ flattern. Auch die ♀ der Setina-Arten besitzen eine Andeutung dieses kapselförmigen Gebildes. Die Ageronia-Arten der neotropischen Region vermögen ebenfalls im Fluge einen deutlich hörbaren Ton zu erzeugen, woher ihr landläufiger Name, „Matráca“ (Rassel, Klapper).

Mehrere Käfer (Scarabaeidae, Longicornia, Crioceridae) äußern ihre Angst, indem sie den Pro- und Mesothorax aneinanderreiben. Häufig (Xylotrupes Gedeon, Lachnosterna serrata) ist der Mesothorax mit besonderen, rauhen Flächen ausgestattet.

Melolontha fullo, Copris hispanus, Bolboceras, bringen ein Geräusch hervor, indem das in leichte Schwingung versetzte Abdomen an dem Ende der Flügeldecken gerieben wird (Fabre), ebenso Pelobius Hermanni. — Chiasognathus Grantii reibt das Femur gegen den Rand der Flügeldecken. — Geotrupes und Ateuchus (♂) haben an den Coxae eine Art Raspel. — Die Larven gewisser Passalus-Arten von Borneo bringen ein Geräusch hervor, indem sie eine rauhe, mit Querrillen versehene, an der 2. Coxa befindliche Fläche mit den Krallen des verkürzten 3. Beines reiben (Sharp).

Gewisse Ameisen (Myrmica) bringen einen Laut hervor, indem sie die Crista des 6. Segments (2. des Petiolus) an einer an der dorsalen Seite des 7. Segments befindlichen rauhen Fläche reiben (Janet).

7) Stimme der Acherontia atropos. Der Totenkopf bringt, wenn er angefaßt wird, Töne der Angst hervor. Im Hinterleib befindet sich eine große, in der Regel mit Luft gefüllte Blase (Vormagen), die dicht vor dem Magen in die Speiseröhre mündet. Aus dieser strömt Luft aus, so oft der Falter den knarrend pfeifenden Ton durch Druck auf die Blase von sich gibt. Unterhalb der Rüsselbasis ist eine kleine Höhlung bemerkbar, über die ein dünnes Häutchen gespannt ist, das möglicherweise als Stimmband funktioniert (nach Schröder).

XV. Geschlechtsorgane.

Alle Insekten sind getrenntgeschlechtlich (ähnlich den Protracheaten, Myriapoden, Arachniden und dem größten Teil der Crustaceen).

Im allgemeinen besteht der Genitalapparat aus paarigen Drüsen (Eierstock, Hoden), die sich in paarige Ausführungsgänge (Eileiter, Samenleiter) fortsetzen.

Bei Ephemeriden (♂ und ♀), welche in dieser Beziehung das ursprüngliche Schema beibehalten haben, ist auch die äußere Mündung doppelt vorhanden (Palmén).

Ein ähnlicher Zustand besteht auch bei Raphidia (Loew). In dieser Hinsicht erinnern jene Typen an die Chilognathen und an zahlreiche Crustaceen, auch an die Mehrzahl der Würmer. Auch bei Forficula ist die Ausmündung der Genitalgänge ursprünglich paarig, später jedoch wird der eine Ausführungsgang rudimentär (Meinert).

Bei den Larven mancher Insekten (Mallophagen, Blattiden, Culiciden, Schmetterlingsraupen) sind die Genitalorgane bis zur äußeren Mündung paarig angelegt. Dieser ursprüngliche Zustand hat sich aber bei der großen Mehrzahl der Insekten in der Weise modifiziert, daß durch Einstülpung der äußeren Haut am Ende des Körpers ein unpaarer Kanal (Scheide, Ductus ejaculatorius) entstanden ist, in welchem die 2 Ausführungsgänge vereinigt erscheinen. Hiernach bestehen die Geschlechtsorgane bei der Mehrzahl der Insekten aus zwei morphologisch verschiedenen Elementen, nämlich: 1) den paarigen inneren Organen und 2) dem unpaaren, durch Einstülpung der letzten Segmente entstandenen Ausführungsgange, der bei Insekten niedriger Rangstufen nicht vorhanden oder wenig ausgebildet ist (Kolbe).

Bei fast allen Hexapoden liegt die Geschlechtsöffnung am Ende des Abdomens, und zwar fast immer beim ♂ hinter dem 9., beim ♀ hinter dem 8. Abdominalsternit unter dem After.

Eine Ausnahme stellt das ♀ der Gattung Xenos (Stylopidae) dar, indem nach v. SIEBOLD die Genitalöffnung sich am Cephalothorax befinden soll. — [Nach BERLESE sind 4 Genitalöffnungen, an der Bauchseite der Segmente 2—5 befindlich.]

Bei Ephemeriden (♀) münden die beiden Eileiter hinter dem 7. Segment in einer queren Hauteinstülpung.

An der Verbindungsstelle der beiden Ausführungsgänge (carrefour séminal) findet sich in der Regel beim ♀ 1) die Spermatheca (Receptaculum seminis), 2) eine der Spermatheca angehörende Appendiculardrüse, 3) eine Begattungstasche, 4) bei beiden Geschlechtern eine oder mehrere, meist paarige Drüsen.

Der Apparat kann beim ♀ durch eine Legeröhre, beim ♂ durch Begattungsorgane ergänzt werden.

Metamer angeordnete Ovarialschläuche sind bei einigen Apterygoten beobachtet worden. So finden sich z. B. bei Japyx jederseits 7 Schläuche, welche, den Bauchsegmenten 1—7 entsprechend, in den bezüglichen Eileiter der Reihe nach ausmünden. Ein ähnliches Verhalten (5 metamer angeordnete Schläuche) ist bei der jungen Lepisma beschrieben worden (GRASSI).

Da bei den Protracheaten die Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane als umgewandelte Nephridien erkannt sind, so liegt dieselbe Deutung auch für Geschlechtsgänge der Insekten nahe. Immerhin zeigt sich eine Verschiedenheit darin, daß bei Peripatus die größte Strecke der Leitungswege aus dem ektodermalen, bei den Insekten hingegen aus dem mesodermalen Teil der Anlage hervorgeht. Doch ist auch bei den Anneliden der größte Teil des Nephridiums (der Nephridialgang) mesodermalen Ursprungs.



Fig. 86. Ein Ovarium von **Blatta americana**. Vergr. 5:1.

A. Weibliche Geschlechtsorgane.

Der Eierstock (Ovarium) besteht aus einer Anzahl Eiröhren (Ovarialschläuche), welche teils von den Eiern selbst, teils von den Follikularzellen (Nährzellen) und einer äußeren Cuticula (Tunica propria) gebildet werden. Außerhalb der Cuticula finden sich stets Tracheenäste, manchmal Muskelfasern und zu äußerst eine Peritoneal-

hülle. Die hinten meist in sogenannte Kelche (Calices) auslaufenden Eiröhren münden entweder auf einem Punkte am Vorderende des Eileiters, oder sie sind der Reihe nach dem Eileiter angefügt. Letzteres Verhalten wird bei Forficula, Phasmiden (Dixippus), Mantiden, Acridiern, Termiten, Odonaten, Ephemeriden, Phryganiden beobachtet.



Fig. 87.



Fig. 88.

Fig. 87. Eiröhre einer jungen, 19 mm langen Termitenkönigin. Vergr. 18:1.

Fig. 88. Eiröhren von **Dytiscus marginalis** (Längsschnitt). *1* Germigen (Keimlager), *2* Dotterkammer, *3* Eikammer, *4* Calix.

Bei Perla, wo die beiden Eileiter in einem Bogen zusammenlaufen, sind die kurzen Eikammern längs dieses Bogens der Reihe nach inseriert.

An jeder Eiröhre werden folgende Teile unterschieden: 1) der Endfaden (Ligamentum suspensorium), 2) das Keimlager (germigène), 3) die Eikammern, 4) die zwischen den Eikammern eingelagerten Dotterkammern (Nährkammern).

Bei den primitiven Insekten (Blattiden, Termiten), gibt es überhaupt keine Dotterkammern. Die der Reihe nach sich folgenden Eier werden von den umgebenden Epithelzellen (diese von dem Blut aus) direkt ernährt (Fig. 87).

Wenn mehrere Kammern hintereinander existieren, so sind in der Regel die Eier desto größer, je näher sie der in den Eileiter führenden Austrittsstelle liegen.

Die zu einem Bündel vereinigten Endfäden bilden oft eine Arkade, welche über den Darmkanal derjenigen der anderen Seite entgegenläuft. Bei der Honigbiene z. B. geht die Ovarialarkade über den Vormagen hinweg. Bei der Termitenkönigin gehen die langen parallel gestellten Fäden von einem Ovarium in das andere über.

Das Keimlager ist dadurch charakterisiert, daß es aus indifferenten Keimen zusammengesetzt ist, deren einige sich zu Eiern (Ovula), die anderen nach und nach zu Nähr- und Epithelzellen gestalten. Zuerst bestehen jene Keime aus einem Zellkern, welcher von einer dünnen Schicht Cytoplasma allseitig umgeben ist; manchmal jedoch kann man im unteren Teil des Keimlagers einige differenzierte Eier deutlich unterscheiden. — Die in wechselnder Zahl vorhandenen Eikammern sind daran kenntlich, daß sie ein einziges, im Wachstum begriffenes Ei enthalten und um dasselbe eine Schicht Epithel.

Die Dotterkammern (Fig. 88) führen Zellen auf, welche zwar Eiern ähnlich sind, sich aber nicht zu Eiern entwickeln, sondern die Funktion von Nährzellen erfüllen. — Dotterkammern sind schön entwickelt bei Carabus, Dytiscus, Lepidopteren, Hymenopteren. — Bei Polistes ist jede Dotterkammer von einem (wandungslosen) Kanal durchsetzt, in welchem die von den Nährzellen abgesonderte körnige Flüssigkeit bis in das darunter liegende Ei verfolgt werden kann.

Ein Insektenei mit dem dasselbe umgebenden Epithel kann dem Graafschen Follikel eines Wirbeltieres verglichen werden. — Die Eischale wird speziell in dem untersten Fach von dem umgebenden Epithel sezerniert.

Zuweilen (Rhynchota) besteht eine einzige endständige Dotterkammer, welche mittels besonderer Plasma-Bahnen (traînées protoplasmiques) mehrere Eikammern zugleich ernähren kann (Fig. 89, B). Bei dem Ohrwurm (Forficula) ist die Dotterkammer durch eine einzige große Zelle ersetzt, deren Inhalt von dem darunter liegenden Ei allmählich aufgesogen wird. In dem letzten Stück der aus mehreren Kammern gebildeten Eiröhren sind die Dotterhaufen meist klein, ihr Inhalt aufgebraucht, das Epithel verdünnt.

Was das Vorrücken der Eier betrifft, so muß man (mit v. Siebold) annehmen, daß das Ei nicht von einer Kammer (im Inneren der Tunica propria) in die folgende gleitet, sondern daß der ganze Zellenschlauch sich allmählich vergrößert und innerhalb der Peritonealhülle nach hinten bewegt. Die letzte Kammer, welche das reife Ei enthält, ragt in den Eikelch hinein; das Epithel verflüssigt sich, die Cuticula verschwindet und das Ei wird frei. Dagegen erfährt der

Eischlauch in seinem distalen Teil ein fortwährendes Wachstum. Die Reste der Dotterzellen, welche bisweilen (z. B. bei Polistes) zwischen Propria und Peritonealhülle eine Zeitlang erhalten bleiben, sind als „gelbe Körper der Insekten" beschrieben worden.

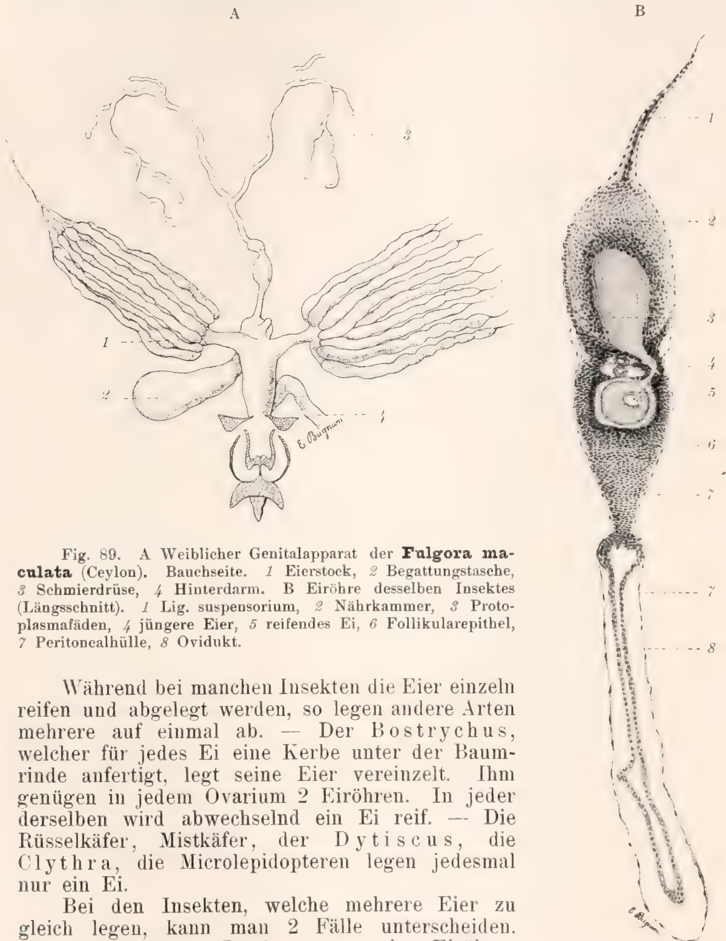


Fig. 89. A Weiblicher Genitalapparat der **Fulgora maculata** (Ceylon). Bauchseite. *1* Eierstock, *2* Begattungstasche, *3* Schmierdrüse, *4* Hinterdarm. B Eiröhre desselben Insektes (Längsschnitt). *1* Lig. suspensorium, *2* Nährkammer, *3* Protoplasmafäden, *4* jüngere Eier, *5* reifendes Ei, *6* Follikularepithel, *7* Peritonealhülle, *8* Ovidukt.

Während bei manchen Insekten die Eier einzeln reifen und abgelegt werden, so legen andere Arten mehrere auf einmal ab. — Der Bostrychus, welcher für jedes Ei eine Kerbe unter der Baumrinde anfertigt, legt seine Eier vereinzelt. Ihm genügen in jedem Ovarium 2 Eiröhren. In jeder derselben wird abwechselnd ein Ei reif. — Die Rüsselkäfer, Mistkäfer, der Dytiscus, die Clythra, die Microlepidopteren legen jedesmal nur ein Ei.

Bei den Insekten, welche mehrere Eier zu gleich legen, kann man 2 Fälle unterscheiden. Entweder hat das Insekt nur wenige Eiröhren bei den Lepidopteren, z. B. 4 Eiröhren in jedem Ovarium; es reifen aber in jeder Eiröhre mehrere Eier auf einmal (Beispiel: Saturnia Pernyi [Bombycide], zur Zeit des Ausschlüpfens 18—20 reife Eier in jeder Eiröhre, Gesamtzahl 144—160), oder es hat zahlreiche Eiröhren und kann in jeder Eiröhre ein Ei reifen.

Bei Blatta americana reift in jeder Eiröhre ein Ei zu gleicher Zeit. Da jedes Ovarium 7 Schläuche zählt, so macht dies für jede Eiablage 14 Eier, eine Zahl, welche der im Cocon befindlichen Embryonenmenge genau entspricht. Bei Periplaneta orientalis beträgt die Eierzahl 16 (8 Schläuche jederseits). — Bei den Vesi-

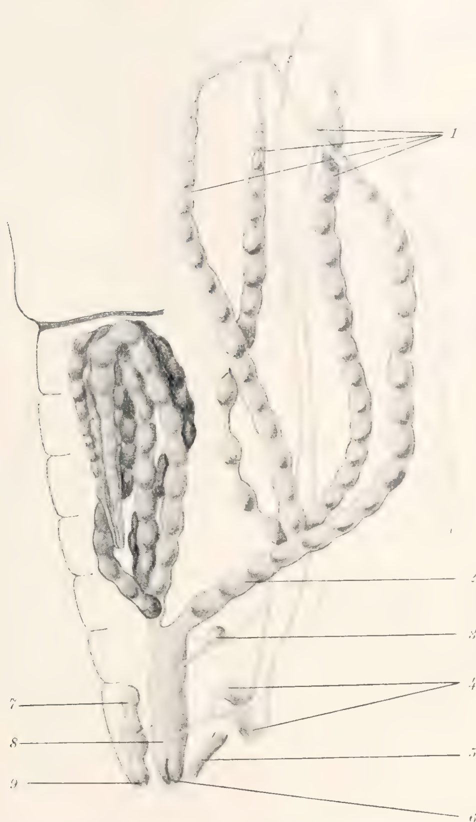


Fig. 90. **Smerinthus populi,** weibliche Geschlechtsorgane. *1* Ovarium, *2* Oviductus duplex, *3* Spermatheca mit der Anhangsdrüse, *5* Enddarm, *6* Oviporus, *7* Bursa copulatrix, *8* Oviductus simplex, *9* Ostium der Bursa. (R. STANDFUSS jun.)

cantia, welche große Eiermengen gleichzeitig legen, reift in jeder Eiröhre nur ein Ei auf einmal; die Eiröhren sind aber in großer Zahl vorhanden. — Die Wanderheuschrecke (Schistocerca peregrina) legt, in Zwischenräumen von 15—20 Tagen, je 70 Eier auf einmal. Jedes ♀ vermag während seiner Lebensdauer 500—900 Eier zu legen

(Künckel d'Herculais). — Bei der Honigbiene kann die Zahl der Eier in der günstigsten Jahreszeit 2000—3000 täglich erreichen, eine Eiermenge, welche ungefähr das Vierfache des Körpergewichtes des Insektes beträgt. Die Gesamtzahl der während der Lebenszeit (3—5 Jahre) gelegten Eier wird auf $1^1/_2$ Millionen berechnet (Cheshire). Die Zahl der Eierschläuche jedes Ovariums beträgt ungefähr 150. — Bei der Termitenkönigin (T. Redemanni) erreichen die Eiröhren die ungeheuere Zahl von 2400—2500 in jedem Ovarium. Da in jeder Röhre ungefähr 10 Eier zugleich reifen, so ist das Tier imstande, alle 2—3 Sekunden ein Ei zu legen, 30000 täglich, mehrere Millionen jährlich. (Ihre Lebenszeit wird auf 12—15 Jahre geschätzt.)

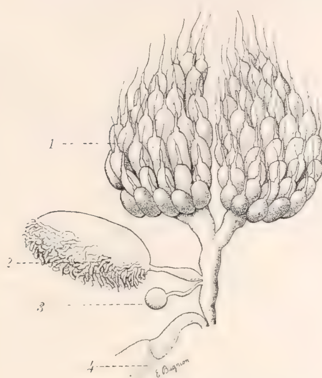


Fig. 91. **Mylabris pustulata** aus Ceylon. *1* Ovarium, *2* Stearindrüse (Kopulationstasche nach Beauregard), *3* Spermatheca, *4* Hinterdarm.

Der Eierstock von Tipula, Chironomus, Culex, Cecidomyia (Dipt.), Aphidius (Hym.) zeichnet sich dadurch aus, daß er sich zu einem Sack gestaltet, in welchem die frei gewordenen Eier ordnungslos angehäuft sind. Durch Zerreißen des Sackes kann man die kleinen, 2—3 Kammern führenden Ovarialschläuche freilegen, welche der Membran anhängend, noch zum Teil mit den reifen (bei Tipula dunkel gefärbten) Eiern in Zusammenhang stehen. — Die Schmeißfliege (Calliphora erythrocephala) legt ihre Eier haufenweise ab, mehrere Hunderte in einer Stunde. Die Röhren sind kurz und zahlreich. Die Scheide bildet einen Sack, in welchem die Eier angehäuft sind. — Sarcophaga setzt lebende Larven ebenfalls in großer Zahl ab.

Ganz sonderbar erscheint dieser Eierbehälter bei gewissen Tachinen gestaltet, indem hier die außerordentlich lange und spiralig gewundene Scheide in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig erweitert und zu gewissen Zeiten von vorn bis hinten mit kleinen Maden oder Eiern vollgestopft ist (v. Siebold).

Der entgegengesetzte Fall findet sich bei den Pupiparen (Hippobosca, Nycteribia). Hier ist das ♀ unipar und entwickelt seine Larven in einer zu diesem Zweck eingerichteten Scheide (Uterus).

Die beiden Ovarien bestehen nur aus 1—2 einkammerigen Röhren, welche rechts und links durch eine kurze Tuba in die Scheide einmünden. Das obere Ende dieser Scheide enthält nach der Befruchtung die Samenmasse und vertritt demnach die Stelle eines Receptaculum, während der untere, ungemein erweiterte Teil der Scheide als Uterus betrachtet werden muß. Das obere engere Ende der Scheide steht mit einem sehr ansehnlichen und vielfach verzweigten Drüsenapparat in Verbindung, dessen Sekret gewiß dazu dient, die im Uterus einzeln heranwachsenden Larven zu ernähren (v. Siebold).

Die folgende Liste gibt für einige Insekten die Zahl der Eiröhren für ein Ovarium an:

Thysanura: Campodea 1 — Lepisma 5 — Japyx 7.

Orthoptera: Blatta americana 7 — Periplaneta orientalis 8 — Dixippus morosus 25 — Phyllium 18—28 — Mantis religiosa 40 — Gongylus gongyloides 50 — Gryllus campestris 100—150 — Leucotermes lucifugus 50—60 (Lespès) — Termes Redemanni (Königin) 2400 — Embia 5 (Grassi) — Clothilla 5 (Nitzsch).

Pediculi: Pediculus, Phthirius 5 (Landois).

Pseudoneuroptera: Perla, Ephemera zahlreich.

Thysanoptera: Aeolothrips 4 (Uzel).

Rhynchota: Heteroptera 4—7 — Aphrophora spumaria 8 — Fulgora maculata 20 — Cercopis, Psylla 30 — Cicada 50—60 (Gesamtzahl der gelegten Eier 300—400, Fabre) — Phylloxera 1 — Schizoneura corni 2.

Coleoptera: Xylophagi, Curculionidae 2 — Ocypus olens, Lathridius porcatus 3 — Hister 3—4 — Creophilus vilipennis, Melolontha vulgaris, Sternocera sternicornis 6 — Zophosis 10 — Adesmia 11 — Dorcus parallelopipedus, Dermestes 12 (beim ♂ 12 Hodenschläuche) — Batocera rubus 13 — Cerambyx scopolii, Ocnera hispida 16—18 — Byrrhus pilula 18 (Stein) — Cocinella rependa 24 — Dytiscus, Blaps, Zonitis, Epicauta ca. 30 — Xanthochroa carniolensis 40—50 — Cistela sulfurea 60 — Mylabris pustulata 60—80 — Cissites testaceus 250 — Meloë proscarabaeus über 1000.

Hymenoptera: Chelonus 2 — Polistes, Andrena, Anthidium, Cerceris, Crabro, Bembex, Sphex, einige Scoliae 3 — Xylocopa, Bombus, Anthophora, Melecta, Scolia indica 4 — Chrysis 5 — Vespa, Arbeiterin und Königin 6 — Psithyrus 8 — Formica rufa, Arbeiterin 4—10, Weibchen 45 — Apis mellifica, Arbeiterin 16—20, Königin 150 — Rhyssa persuasoria, Synergus Reinhardi 20 — Cynips Tozae 50 — Trigonalys Hahni 300—400.

Neuroptera: Myrmeleon, Hemerobius, Panorpa 10 — Sialis, Phryganiden zahlreich.

Lepidoptera: gewöhnlich 4 (bei Psyche 6 — Sesia scoliiformis 14 (Brandt), Nematois metallicus 12—20 (Cholodkovsky).

Pupipara und Diptera: Melophagus, Nycteribia, Hippobosca 1—2 — Termitoxenia, Glossina 1 — Tipula ca. 120 — Chironomus, Culex, Syrphiden, Musciden etc. zahlreich.

Die mit einem Zylinderepithel bekleideten Eileiter sind äußerlich mit Muskelfasern versehen. Im leeren Zustand bilden sie viele Falten.

Die sehr muskulöse Scheide ist verschieden entwickelt. Im allgemeinen kann man sagen, daß sie bei primitiven Insekten (Blatta, Termes) viel kürzer ist als bei höheren Formen.

Die Spermatheca, die bald rund, bald schneckenförmig aufgerollt erscheint, dient zur Aufnahme und Aufbewahrung der Spermien. Letztere kommen wahrscheinlich durch ihre eigene Bewegung hinein. Bei einigen Insekten findet man die Spermien in eigentümlichen Körpern (Spermatophoren) eingekapselt.

Die verhältnismäßig dicke, häufig in Falten gelegte Wand ist dadurch charakterisiert, daß die hohen Epithelzellen außen von der Muskelschicht direkt bedeckt sind. Bei Acridiern sind in der

Epithelschicht einzellige Drüsen beschrieben worden (Fenard 1896). — Die Spermatheca ist bei denjenigen Insekten am größten, welche nach einer einzigen Begattung zahlreiche Eier befruchten müssen. Das bekannteste Beispiel ist das der Bienenkönigin, welche (zur Zeit des Hochzeitsfluges) nur einmal begattet wird. Bei der Termitenkönigin sind die Verhältnisse anders, indem in der Regel mehrere Begattungen in demselben Jahre stattfinden.

Der zur Spermatheca führende Kanal ist bei der Biene mit einer besonderen, aus mehreren Zellsträngen gebildeten, sog. Appendiculardrüse in Verbindung. In jedem Strang zeigt sich ein gemeinschaftlicher Gang und diesem der Reihe nach aufgesetzt, zahlreiche feine Kanälchen, welche aus jeder Zelle gesondert austreten.

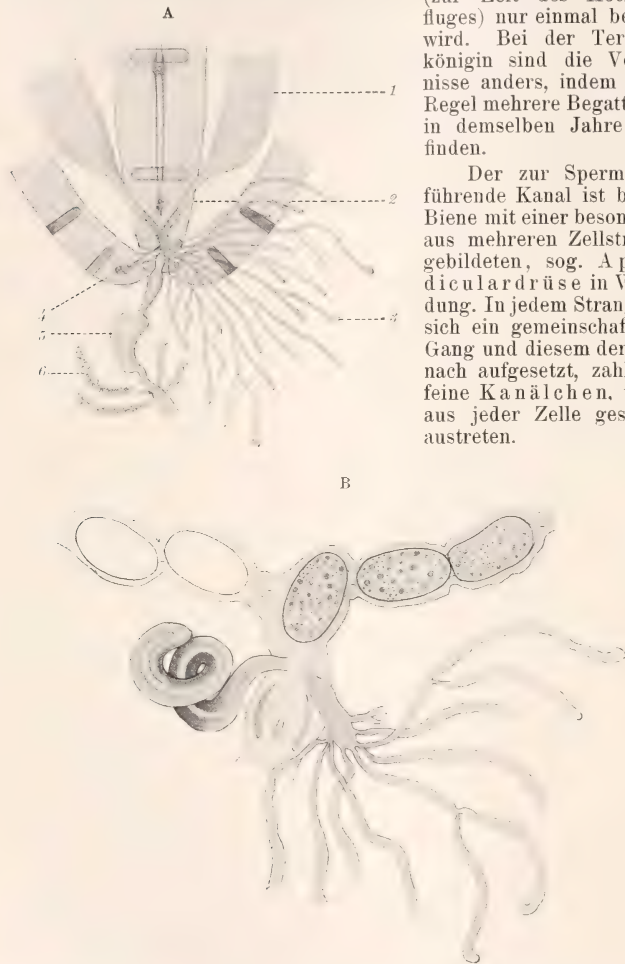


Fig. 92. A Termitenkönigin **(T. obscuriceps)**, von der Dorsalseite eröffnet. Vergr. 3 : 1. *1* Ovarium, *2* letztes Bauchganglion, *3* Schmierdrüse, *4* Spermatheca, *5* Rectum (zurückgeschlagen), *6* Anfang der Malpighischen Gefäße. B Ein Teil desselben Präparates, stärker vergrößert. Links die Spermatheca, rechts die Schmierdrüse. Vergr. 20 : 1.

In einzelnen Fällen ist das Receptaculum seminis doppelt (Piophila, Stomoxys) und sogar in dreifacher Zahl vorhanden (Musciden).

Die Begattungstasche ist ein zur Aufnahme des Penis bestimmtes Divertikel. Meistens öffnet sich jene Tasche im Innern der Scheide. Bei einigen Insekten jedoch (Lepidopteren) liegt die Oeffnung der Begattungstasche außerhalb des Scheideneingangs. Ein besonderer Kanal dient zur Ueberführung des Samens (Fig. 90).

Die accessorischen Drüsen (Glandulae sebaceae sive colleteriae) liefern in der Regel ein dickflüssiges milchiges Sekret. Bei Blatta americana besteht die Schmierdrüse aus 16—18 langen, dichotomisch verästelten Kanälen, welche in 2 Gruppen gesondert sind. Schließlich münden die beiden Gruppen durch einen kurzen gemeinschaftlichen Gang, etwas oberhalb der Genitalöffnung. Das an der Luft hart und braun werdende Sekret wird dazu gebraucht, die Eierkapsel zu bilden. Aehnliche Verhältnisse finden sich bei Mantis. Aehnlich derjenigen der Blatta ist die accessorische Drüse der Termitenkönigin (Fig. 92). Hier werden die Eier jedoch frei (ohne Kapsel) gelegt. Das milchige Sekret hat, wie es scheint, einen besonderen Geruch, welcher das ♂ zum Hochzeitsgang anspornt. Für die Giftdrüsen: siehe weiter unten.

Die Insekteneier sind meist länglich-oval, weiß, mit einer glatten Membran oder Hülle versehen. Jedoch sind sie in vielen Fällen auch anders gestaltet. Die großen Prachtkäfer (Sternocera) legen kuglige, fast erbsengroße Eier, welche in den Sammlungen häufig aufbewahrt werden. — Die Heuschrecken haben längliche weiße Eier, welche bei großen Arten 4—5 mm erreichen können und in einem Häufchen gelegt werden. — Bei den Termiten dagegen sind die Eier höchstens 1 mm lang (0,6 mm bei T. Redemanni). — Die Wanzen (Pentatoma, Nezara) legen kleine tonnenförmige Eier, welche nebeneinander (auf ein Blatt) geklebt sind. An jedem derselben findet sich ein Deckelchen, welches beim Ausschlüpfen abgehoben wird.



Fig. 93. **Synergus Reinhardi** (Cynipide). A 2 Eiröhren, B isoliertes (gestieltes) Ei. Vergr. 96 : 1.

Bei vielen Schmetterlingen weist das Ei eine besondere Struktur auf, indem seine gelbe oder bräunlich gefärbte Schale mit zierlichen

Kanten, Gruben und dergleichen besetzt ist. — Schön skulptierte Eier finden sich auch bei Phyllium. Die fünfkantige, mit Luftzellen durchsetzte Schale hat offenbar den Zweck, das Ei zu schützen, wenn es von hohen Bäumen herabfällt. Die frappierende Aehnlichkeit dieser und anderer Eier mit verschiedenen Pflanzensamen ist indessen wahrscheinlich auch von erheblichem mimetischem Vorteil. — Die Eier mancher Ichneumoniden haben einen mehr oder weniger langen Stiel, welcher dazu bestimmt ist, den Durchgang durch die Legeröhre zu erleichtern. Bei Rhyssa z. B. ist das reife Ei 13 mm lang, von denen 9 dem Stiel angehören. Letzterer ist so gestellt, daß er zuerst in den Legekanal eindringt. Gestielte Eier finden sich auch bei Cynipiden mit dem Unterschiede, daß hier der Eikörper zuerst eintritt. Ferner ist im Gegensatz zu den Ichneumoniden der Stiel an der Spitze keulenförmig (Fig. 93). — Bei Ophion findet sich, statt eines hohlen Stieles, ein fester Fortsatz, welcher dazu bestimmt ist, das Ei unterhalb der Stachelrinne aufzuhängen und hingleiten zu lassen. — Bei Chrysopa, wo die Eier mittelst eines Stieles an Blättern angeklebt werden, ist diese Einrichtung als ein Schutzmittel zu betrachten.

Die Insekteneier haben gewöhnlich eine oder mehrere (durch das Mikrotom demonstrierbare) Mikropylen, welche dazu bestimmt sind, die befruchtende Spermie eindringen zu lassen. Bei Bombyciden, z. B. (Attacus) gibt es eine einzige in einem kleinen Trichter gelegene Mikropyle und mehrere diese umgebende Oeffnungen, welche, wie es scheint, als Luftröhren dienlich sind. Ein ähnliches Verhalten findet sich bei Phyllium. Bei dem Floh hat man 70—80 Oeffnungen gezählt, von denen 45—50 am vorderen, 25—30 am hinteren Pol sich befinden. Am Bienenei findet sich die einzige Mikropyle am vorderen (etwas verdickten) Ende.

Die Eier der meisten Insekten werden ganz frei, sozusagen nackt gelegt. Bei einigen jedoch gibt es Deck- und Schutzvorrichtungen. Die Eier von Hydrophilus z. B. sind (ungefähr 50) in einem seidenartigen Cocon eingeschlossen. Das jenen Cocon bildende Sekret wird von 2 Schmierdrüsen geliefert, deren Ausführungsgänge am Ende des Abdomens auf 2 Tuberkeln münden. — Bei Blatta sind die länglichen Eier in 2 Reihen in einer braunen, ziemlich festen Ootheca eingeschlossen. Diese im Genitalrohr durch das Sekret der Schmierdrüsen geformte Bildung wird als hinten hervorragender Pfropf eine Zeitlang vom Weibchen herumgeschleppt. — Bei den Mantiden entsteht eine größere Ootheca außerhalb des Körpers dadurch, daß die Eier zugleich mit einem schmierigen Sekret abgesetzt werden. — Die von den Acridiern (Stauronotus marocanus) in die Erde gelegten Eier werden durch eine röhrenförmige Hülle geschützt. — Manche Schmetterlinge (Eriogaster, Euproctis, Porthesia etc.) decken ihre Eier mit sog. Afterwolle aus von dem dicht bekleideten Hinterleibsende abgestoßenen Haaren. — Die Trichopteren setzen ihre Eier in einer gallertartigen Masse ab, die nachträglich im Wasser aufquillt (Trichopterenlaich). Die diese gallertartige Substanz abscheidenden Organe sind 2 mächtig entwickelte, paarige Drüsen (Kolbe). — Gallertartige Eierschnüre und Klumpen werden auch von Chironomus und von gewissen Wasserjungfern (Epitheca) gebildet.

B. Männlicher Genitalapparat.

Man kann folgende Teile unterscheiden: 1) zwei Hoden; 2) zwei Vasa deferentia (manchmal zwei Samenbläschen; 3) ein, zwei oder drei Paare accessorischer Drüsen, 4) den in der Regel unpaaren Ductus ejaculatorius; 5) häufig ein mehr oder weniger kompliziertes Begattungsorgan.

Vasa deferentia und accessorische Drüsen münden dicht aneinander gedrängt am sog. genitalen Kreuzweg.

Der Hoden bietet bei einigen Insekten eine metamerische Anordnung dar, welche allem Anscheine nach als primitiv zu betrachten ist. Bei Lepisma z. B. lassen sich jederzeit drei getrennte zweilappige Hoden nachweisen; bei Machilis, drei einfache Röhren, welche drei Körpersegmenten entsprechen. Japyx und Campodea zeigen jederseits eine einzige Röhre. — Bei jungen, 4 mm langen Raupen von Hyponomeuta sieht man hinten, oberhalb des Darmes zwei dicht aneinander gelagerte Hoden, jeder aus 4 Lappen gebildet. Später werden in der Regel die Schmetterlingshoden in ein Organ verschmolzen und

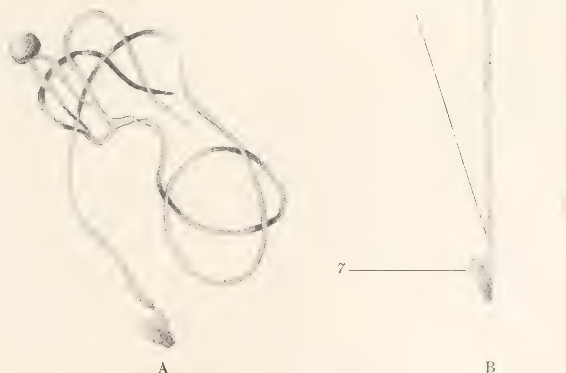


Fig. 94. **Smerinthus populi** (Sphingide). Männlicher Genitalapparat. A in der natürlichen Lage, B gestreckt. *1* Glandulae accessoriae, *2* die beiden miteinander verwachsenen Hoden, *3* Vasa deferentia, *4* Ductus ejaculatorius duplex, *5* Incisuren, *6* Ductus ejaculatorius simplex, *7* Vesica seminalis. (R. STANDFUSS jun.)

die bei jungen Raupen vorhandenen Septa verschwinden gänzlich (Fig. 94). Ein ähnliches Verhalten (Verschmelzung beider Hoden in einem Organ) findet sich ebenfalls unter den Orthopteren bei Gryllotalpa, Locustiden, Acridiern, unter den Coleopteren bei Galeruca, unter den Hymenopteren bei Scolia, Pompilus, Crabro (nach Henneguy).

Hinsichtlich der Struktur kann man unter den Insektenhoden folgende Formen unterscheiden:

1. Jeder Hoden besteht aus einer meist sehr langen Röhre, welche (in sich aufgerollt) in das Vas deferens direkt übergeht. In dem distalen Teil sind indifferente Keime enthalten, während in den folgenden Abteilungen Kolonien (Spermatogemmen von La Valette St. George) von Spermatogonien, Spermatocyten I. und II. Ordnung, Spermatiden, endlich Spermienbündel in ihrer typischen Reihenfolge deutlich zu unterscheiden sind. Diese Form, welche in mancher Beziehung an die Nematoden erinnert, findet sich bei Cicindeliden, Carabiden, Dytisciden, Gyriniden, Lucaniden [1]), Luciolen, Stylops, Libelluliden, Clothilla (Psocidae), Dipteren, einigen Hemipteren (Sphaerodema, Chrysocoris).

2. Jeder Hoden besteht aus mehreren Röhren welche, am Ende des Vas deferens zusammenlaufend, an den Eierstock erinnern. In jeder Röhre sieht man, wie in der vorigen Form, die Spermatogemmen der Reihe nach geordnet. Bei Xylocopa z. B. enthält der Hoden 4 läng-



Fig. 95. Männlicher Genitalapparat von **Fulgora maculata.** *1* Ductus ejaculatorius, *2* Vas deferens, *3* Testis, *4* Nebendrüse.

1) Nach L. Dufour.

liche Schläuche; die Wespe (Vespa vulgaris[1]) hat 6, die Hummel (Bombus), der Nematus ca. 20, die Honigbiene ca. 150. — Nemura (Neuropt.) hat 7. — Bei Hemipteren wechselt die Zahl zwischen 5–7 (5 bei Ranatra, 6 bei Fulgora maculata Fig. 95, 7 bei Pyrrhocoris apterus). — Unter den Käfern zählt man in jedem Hoden 6 Schläuche bei Hister, 12 bei Dermestes (den 12 Röhren im Eierstock entsprechend), ungefähr 100 bei Sternocera serricornis (Buprestide), 160 bei Agrypnus fuscipes (Elateride). Die Schläuche von Sternocera sind sehr lang und in sich aufgewickelt. Eine ähnliche Form findet sich bei Hydrophilus. — Der Termitenkönig (Termes Redemanni) besitzt in jedem Hoden 40 bis 50 spindelförmige Schläuche, welche, durch Tracheen miteinander verbunden, eine weißliche, rundliche Masse bilden (Fig. 96). — Bei Grillen und Heuschrecken bestehen die eiförmigen Drüsen aus zahlreichen ziemlich lose verbundenen Läppchen.

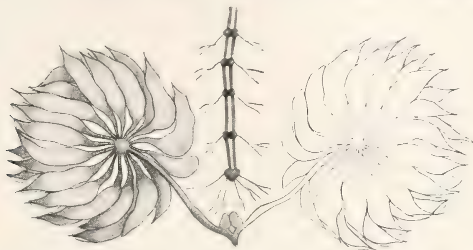
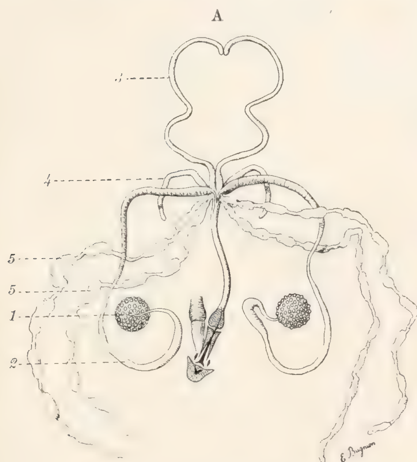


Fig. 96. Männlicher Geschlechtsapparat von **Termes Redemanni** (König) aus Ceylon.

3. Eine mehr abgerundete, zusammengedrängte Form findet



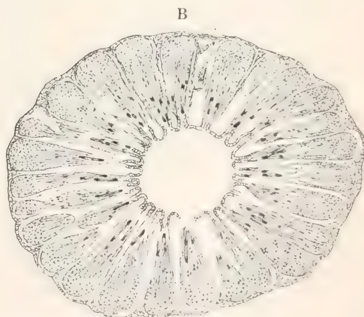


Fig. 97. A Männlicher Geschlechtsapparat von **Mylabris pustulata** aus Ceylon. *1* Testis, *2* Vas deferens, *3* skorpioïde Drüse, *4* kurze Drüse, *5* Cantharidindrüse. B Schnitt durch den Hoden desselben Tieres. Vergr. 25:1.

1) Bei Vespa crabro besteht der Hoden ausnahmsweise aus einem einzigen, an seiner Basis verdickten Schlauch.

sich unter den Käfern bei Coccinelliden, Vesicantien (Mylabris, Meloë, Cissites) und mehreren Melasomen, wie Blaps, Ocnera. Die gedrängten, dreieckigen Läppchen laufen in einen etwas vertieften Hilus zusammen, in welchem das Vas deferens seinen Anfang nimmt. Der durch interstitielles Fett gelblich gefärbte Hoden von Mylabris pustulata ist einer kleinen Orange auffallend ähnlich (Fig. 97 A, B).

4. Statt in einem Punkt zu konvergieren, können die Enden der Hodenschläuche dem Vas deferens der Reihe nach (ährenförmig) aufgesetzt sein. Eine solche Form findet sich bei den Blattiden (der Hoden von Periplaneta orientalis besteht aus 30—40 Läppchen, derjenige von Blatta germanica aus 4, nach Miall und Denny), unter den Käfern bei Staphyliniden, Silphiden, z. B. Necrodes osculans von Ceylon. — Bei Perla (Neuroptere) bilden die beiden Ausführungsgänge zusammen eine Schlinge, welcher die Hodenschläuche der Reihe nach aufgesetzt sind. Einen ähnlichen Bau erwähnten wir bereits vom Eierstock. — Bei Corydalis cornutus sind die zahlreichen Hodenschläuche längs des Vas deferens der Reihe nach inseriert (Leidy 1848).

5. Bei anderen Insekten endlich besteht jeder Hoden aus einer Anzahl (2—12) rundlicher oder scheibenförmiger, diskoidaler Körper, welcher je einem besonderen Ast des Vas deferens entsprechen. Jeder der betreffenden Körper ist wiederum aus zahlreichen Läppchen zusammengesetzt. Zwölf getrennte Scheiben finden sich bei Lucaniden (Odontolabis), zehn bei Xylotrupes Gedeon, sechs bei Melolontha, Cetonia, Oryctes (Fig. 98).

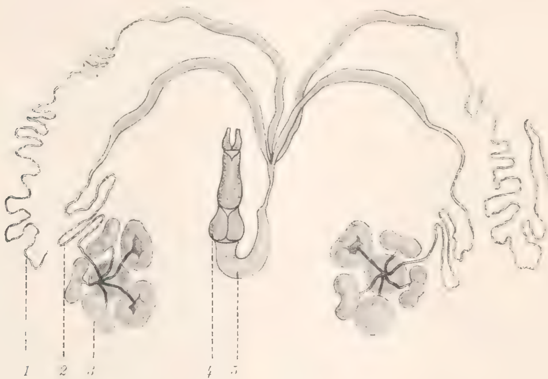


Fig. 98. Männlicher Genitalapparat von **Oryctes rhinoceros** aus Ceylon. Vergr. $4^1/_2$:1. *1* Nebendrüse, *2* Vas deferens, *3* Testis (Breite der Läppchen = 4 mm) *4* Begattungsorgan (Dorsalseite), *5* Ductus ejaculatorius.

Copris, Onitis, bei einigen Heteromeren (Nyctobates ceylonicus, Tenebrio molitor, Mesostena puncticollis, Ceropria subocellata, Platydema tarsale). — Zwei Hoden jederseits finden sich bei Curculioniden (Rhynchophorus ferru-

gineus, Hylobius), Xylophagen (Tomicus), Longicorniern (Batocera rubus), Chrysomeliden (Sagra nigrita).

Wie aus diesen Beispielen erhellt, ist die Anordnung der Hoden den natürlichen Gruppen nicht immer entsprechend, sondern selbst innerhalb derselben Ordnung ziemlich mannigfaltig. Auch zeigen die Vasa deferentia ein verschiedenes Verhalten. Kurz sind sie bei Dipteren, Hymenopteren, z. B. bei der Drohne, sehr lang dagegen bei Cicada, Procrustes, Cetonia. (Bei Cic. orni erreicht die Ausdehnung jener Kanäle das 10—14-fache, bei Cet. aurata das 30-fache der Körperlänge.)

An ihrem Anfang (in der Nähe der Hoden) meist dünn und gewunden, zeigen die Vasa deferentia an ihrem entgegengesetzten Ende eine mehr oder weniger ausgesprochene Erweiterung, welche als Samenbläschen fungieren kann. Bei der Schabe (Periplaneta orientalis) finden sich an der Vereinigungsstelle der Vasa deferentia zahlreiche, zu einem großen Büschel vereinigte Schläuche (Utriculi majores et breviores), welche beim erwachsenen ♂ mit Spermien gefüllt sind (Miall und Denny).

Sehr mannigfaltig sind die accessorischen Drüsen gestaltet. Bei Periplaneta findet sich unterhalb der büschelförmigen Utriculi eine längliche Drüse, welche bei der Zergliederung einen dichotomisch geteilten, perlschnurartigen Kanal aufweist. Die Lamellicornier (Melolontha, Oryctes, Xylotrupes), die Carabiden besitzen 1 Paar jener Drüsen, ebenso die Lepidopteren, Dipteren, die Fulgora. Der an seinem distalen Ende dünne, aufgerollte Gang ist beim letzteren Insekt in der Nähe seiner Mündung dicker, milchweiß. — Bei Hydrophilus gibt es 2 Paare solcher Drüsen. Die 1. besteht aus 3 langen Blindschläuchen, welche nach mehreren Windungen am Hals des Samenbläschens gemeinschaftlich ausmünden. Die 2. stellt einen dicken gekrümmten, milchweißen Kanal dar, an dessen Ende ein dünnes, durchsichtiges Stück aufgesetzt ist. Die Kanäle beider Seiten bilden durch ihr Zusammenlaufen den Ductus ejaculatorius.

Die Vesicantia haben in der Regel 3 Paare accessorischer Drüsen. Das 1. besteht bei Mylabris pustulata aus zwei weißen, an ihrer Spitze verwachsenen E-förmigen Strängen, welche von Beauregard skorpioide Drüsen genannt worden sind (Fig. 97). Das 2. bietet zwei kurze Kanäle dar, welche an der genitalen Kreuzungsstelle dorsalwärts der vorigen ausmünden. Das 3. Paar (Glandes à cantharidine) zeigt jederseits 2 zarte, durchsichtige, moniliforme Röhren, welche kurz vor ihrer Mündung in einen Kanal auslaufen. Bei dem derselben Familie angehörenden Cissites sind statt 3 Paare nur ein Paar Drüsen vorhanden.

Was den Ductus ejaculatorius anbetrifft, so fehlt dieser Teil bei den Ephemeriden vollkommen, indem die Vasa deferentia getrennt nach außen münden. Bei den Thysanuren und Termiten ist er sehr kurz, bei den Lepidopteren dagegen sehr lang und gewunden. Unter den Käfern ist er lang bei Blaps, von mittlerer Länge bei Mylabris, kurz bei Xylotrupes und Oryctes. Sein hinteres Ende öffnet sich direkt in die Rinne des Penis.

Spermien. Die Spermien der Insekten sind meistens sehr lang, ihr Kopf stäbchenförmig, das Mittelstück schwer erkennbar. Bei Gryllotalpa, Gryllus ist der Kopf relativ kurz, länglich kegel-

förmig mit einem aufsitzenden kurzen Perforatorium. Die relativ dicke, abgeplattete Geißel kann durch Mazeration in mehrere Fibrillen zerlegt werden. Hinten geht die Geißel in ein langes dünnes Endstück über (K. J. Ballowitz 1894). — Bei den Käfern ist der Spermienkopf kurz oder lang, bald spitzig, bald mit einem Spitzenknopf endigend. Eine deutliche Stützfaser zeigt die Geißel bei Copris, Curculioniden, Cerambyciden, keine dagegen bei Dytiscus, Hydrophilus, Melolontha. — Fulgora maculata hat eine 2 mm lange Spermie; diese Größe wird nur durch die Spermatozoen von Notonecta übertroffen. Außerdem zeichnet sich die Fulgora-Spermie durch ihren kleinen Kopf und ihr hinter der Mitte verbreitetes (5 μ breites), bandförmiges Flagellum aus. An dem durch Eosin rosa gefärbten Flagellum kann man durch Eisenhämatoxylin 2—3 schwarze Fäden (Stützfasern) sichtbar machen. — Bei den Termiten (T. obscuriceps) besteht das Spermatozoon aus einem kleinen, rundlichen, 3 μ breiten Kopf, ohne Geißel. Diese eigentümliche, sporenähnliche Spermie wird nicht nur im Hoden des ♂, sondern auch im Receptaculum des ♀ in Menge gefunden. — Bei den Dytisciden sind die Spermien in der Regel zu 2 (seltener zu mehreren) miteinander vereinigt. Die Köpfe haben eine rinnenförmige Aushöhlung, mittels deren sie aneinander gefügt sind. Bei der Befruchtung tritt jedoch nur ein Spermatozoon in das Ei (Ballowitz). — Bei den Locustiden (Locusta, Decticus, Ephippigera) sind sie, infolge eines besonderen Tropismus, zu federförmigen Gruppen (Syzygien, Spermatozeugma) vereinigt. Die Köpfe tragen winkelförmige Anhänge, durch welche sie miteinander verankert werden, während die fadenförmigen Geißeln in 2 Reihen nach rechts und links gestellt sind. Diese äußerst zierlichen Bildungen sind in großer Anzahl in einer vom ♂ sezernierten Kapsel (Spermatophor) enthalten. Bei der Begattung werden in der Regel 2—3 Spermatophoren in die Spermatheca eingeführt und eine Zeitlang darin aufbewahrt (von Siebold 1851). Auch bei der Grille (Yersin 1852—1853, Lespes 1855) und bei Parnassius (Schäffer 1754) sind ähnliche Bildungen vorhanden. Die zur Zeit der Reife durch eine besondere gegenseitige Anziehung gebildeten Spermiosyzygien sind von den durch den natürlichen Entwickelungsverlauf entstandenen Spermienbündeln streng zu unterscheiden.

Spermiogenese. Die Spermiogenese der Insekten ist dadurch ausgezeichnet, daß die Reihenfolge der Spermiengenerationen hier am klarsten hervortritt. Die durch Teilung einer Initialzelle entstandene Kolonie wird als Spermatogemmme bezeichnet. Da die Initialzelle nach der Progression 2, 4, 8 sich teilt, so ist es möglich, indem auf dem Querschnitt des Spermienbündels die Köpfe gezählt werden, herauszufinden, aus wie viel Teilungen das Bündel entstanden ist. Ein 64 Spermien zählendes Bündel wird z. B. 6 Teilungen entsprechen. Da die letzte Teilung stets Spermatiden erzeugt, so werden in dem gegebenen Falle die 4 ersten Teilungen Kolonien von 2, 4, 8, 16 Spermatogonien geben; die 16 letzteren Spermatogonien gehen allmählich in 16 Spermatocyten I über; die 5. Teilung erzeugt 32 Spermatocyten II; aus der 6. entsteht endlich eine Spermatogemme von 64 Spermatiden. Zuerst sind die Zellkerne in der rundlichen oder eiförmigen Spermatogemme überall zerstreut. Später, in der Spermatidenphase, sammeln sich die Kerne an einem Pol: zugleich nehmen sie eine längliche Form an und werden zu

Spermienköpfen, während die in lange Fäden umgebildeten Geißeln sich zu einem Bündel vereinigen. In der Spermatide kann man (wie bei den höheren Tieren) verschiedene Bildungen unterscheiden, deren eine (Nebenkern, Idiosom) zum Acrosom resp. Perforatorium, eine zweite dagegen (Mitochondrion) zur Scheide des Axialfadens sich später gestaltet.

Von Anfang an steht die Kolonie zu einer oder mehreren Nährzellen in direkter Beziehung, deren Cytoplasma in das Innere eindringt und die einzelnen Elemente zusammenhält. Besonders auffallend ist ein am vorderen Pol sitzendes Element, welches nach seinem Entdecker auch Verson'sche Zelle genannt wird. Nach einer ziemlich verbreiteten Auffassung entstehen die erste, die Spermienkolonie bildende Zelle, samt der entsprechenden Nährzelle durch Teilung eines einzigen, ursprünglichen Elementes. Ist jene Differenzierung eingetreten, so kann sich die Nährzelle nicht mehr in Samenzellen umbilden, sondern verharrt in ihrer Rolle als nutritives Element. Häufig dagegen teilt sich die ursprüngliche Nährzelle in mehrere, dem Spermienbündel aufsitzende, den Follikularzellen des Eierstockes entsprechende Elemente.

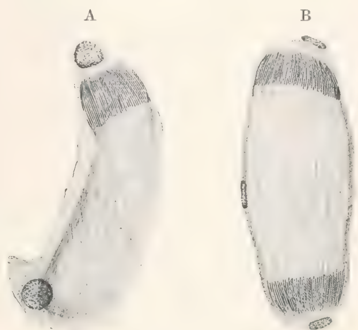


Fig. 99. A Spermienbündel von **Xylotrupes gedeon** (Ceylon). Vergr. 540:1. B Bipolares Spermienbündel von **Zophosis plana** (Tenebrionide) aus Aegypten. Vergr. 560:1.

Zwei Käferfamilien, die Tenebrioniden und Vesicantia, sind dadurch ausgezeichnet, daß sie doppelte (bipolare) Spermienbündel besitzen. Die anfänglich überall in der Spermatogemme zerstreuten Kerne wandern in der Spermatidenphase gegen die beiden Pole in gleicher Zahl. Indem nun die Kerne nach und nach zu Spermienköpfen umgebildet werden, entstehen Bündel, in welchen die Köpfe beiderseits parallel nebeneinander gestellt sind, während sich die Geißeln im Innern kreuzen. Erst nachträglich (durch allmähliches Auseinanderweichen) wird das bipolare Bündel in zwei einfache geteilt.

Folgende Tabelle gibt für einige Insekten die Stärke der Spermienbündel:

Xylocopa tenuiscapa	(Hymen.)	64	Spermien
Fulgora maculata	(Homopt.)	64	„
Brachytes bicolor	(Hemipt.)	128	„
Oryctes rhinoceros	(Col.)	256	„
Xylotrupes gedeon	„	256	„
Catharsius molossus	„	512	„
Cetonia aurata	„	512	„
Sternocera sternicornis	„	512	„
Dytiscus marginalis	„	512 u. 1024	„
Carabus auratus	„	1024 u. 2048	„

Bipolare Bündel, in jeder Hälfte:

Bolitotherus cornutus	(Col.)	64	Spermien
Mylabris pustulata	„	128	„
Tenebrio molitor	„	128 u. 256	„

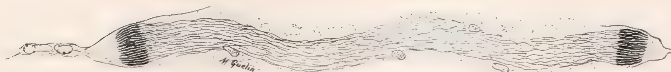


Fig. 100. Bipolares Spermienbündel von **Mylabris pustulata** (Ceylon). Längsschnitt. Vergr. 310 : 1.

Eine interessante, zuerst bei Pyrrhocoris (Henking 1891) entdeckte Tatsache ist die, daß viele Insekten zweierlei Spermatiden (resp. Spermien) erzeugen. Es gibt z. B. bei Mylabris pustulata Spermatiden mit 6 Chromosomen und Spermatiden mit 5. Jene Ungleichheit wird dadurch erklärt, daß der Spermatocyt II. Ordnung 11 Chromosomen enthält. Das überzählige, accessorische oder unpaare Chromosom geht, ohne sich zu teilen, in eine der Spermatiden, diejenige mit 6, über. Da der betreffende Teilungsmodus die ganze Kolonie beherrscht, so wird eine aus 128 Spermatocyten II gebildete Spermatogemme 64 Spermien zu 6 Chromosomen und 64 zu 5 erzeugen.

Aehnliche Beobachtungen hat man nicht nur bei vielen Hemipteren, sondern ebenso bei Tenebrio, Forficula, Acridiern und Libellen gemacht (M'Clung 1902, Wilson 1905, 06, 07, 09, Stevens 1906, Foot und Strobell 1907, Davis 1908, Büchner 1909).

Wahrscheinlich steht die Gegenwart des accessorischen Chromosoms mit der Bestimmung des Geschlechts in Beziehung. Eine ziemlich verbreitete Meinung ist die, daß die eine größere Chromosomenzahl führende Spermatide die das ♀ Geschlecht bestimmende ist. Die chromatinärmere Spermie würde das ♂ Geschlecht bestimmen, oder, fast ohne Wirkung, das Ei sich selbst bestimmen lassen. Letzterer Fall würde etwa der Parthenogenese der Biene entsprechen, wo, wie bekannt, die unbefruchteten Eier stets ♂ ergeben. — Die von Meves (1902) entdeckten nukleinreichen (eupyrene) und nukleinarmen (oligopyrene) Spermien der Bombyciden haben allem Anschein nach dieselbe Bedeutung. — Bei der Blattlaus (Aphis saliceti) hat das parthenogenetisch erzeugte ♂, genau wie Pyrrhocoris, zweierlei Spermatiden, die einen mit einem unpaaren Chromosom, die anderen ohne dasselbe. Es degenerieren aber die letzteren, so daß schließlich eine einzige Spermiensorte erhalten bleibt, diejenige nämlich, welche das ♀ Geschlecht bestimmt. So erklärt sich, daß die befruchteten Eier (Wintereier) im nächsten Frühling ♀ erzeugen (Boveri, v. Baehr 1908).

C. Legeröhre, Stachel.

Ihrer Bedeutung nach sind diese Organe von zweierlei Art. Die einen stellen modifizierte Abdominalsegmente dar, während die anderen als wahre Extremitäten (ventrale Fortsätze) betrachtet werden.

Da auch im 2. Falle die letzten Körpersegmente stets sehr verändert sind, müssen beiderlei Organe in demselben Kapitel behandelt werden.

Ovopositor der Käfer. Das ♀ vieler Melasomen (Pimelia, Tentyria usw.) besitzt am Hinterleibsende eine membranöse Röhre, welche ein- und ausgestülpt werden kann. Dieses Organ, welches den drei letzten umgebildeten Segmenten entspricht, dient dazu, die Eier auf tiefliegende Wurzeln ablegen zu können. Ein auf Kosten der letzten Segmente gebildeter Ovipositor findet sich ebenfalls bei Luciola, verschiedenen Cerambyciden und Curculioniden (speziell bei dem Palmenrüsselkäfer, Rhynchophorus), dann bei verschiedenen Fliegen (**Musca, Trypeta** usw.).

Die Legeröhre der weiblichen Locustiden (Orthopt.) besteht aus 3 Paaren ventraler Fortsätze (Gonapophysen von Huxley), welche als modifizierte Extremitäten betrachtet werden. Es gibt vier harte, säbelförmige, nach außen gelegene Klappen und im Innern derselben zwei weichere Hilfsscheiden, welche die eigentliche Legerinne bilden. Die Eier werden mittels dieses Organes eines nach dem andern, schließlich zu einem Haufen vereinigt in eine Erdröhre abgelegt. — Die Legeröhre der Acridier und Libellen usw. ist viel kürzer, aber morphologisch identisch [1]).

Legeröhre der Hymenopteren (Terebrantia). Bei Rhyssa persuasoria (Fig. 101) besteht die $4^1/_2$ Zentimeter lange Legeröhre aus: 1) den beiden Scheidenklappen, 2) dem darinliegenden nur 0,14 mm dicken Bohrer, welcher selbst wieder aus der Stachelrinne (Gorgeret) und den beiden Stechborsten (Styli) zusammengesetzt ist. — Die Scheidenklappen, welche beim Bohren untätig bleiben, sind als Schutz- und Tastorgane zu betrachten. Viel komplizierter ist der eigentliche Bohrer. Sein erster Bestandteil, die Stachelrinne, aus zwei verwachsenen Laden gebildet, ist dadurch charakterisiert, daß an ihrer Ventralseite 2 eisenbahnschienenähnliche Firste angebracht sind. Die Borsten sind an ihrer Spitze sägeartig gezähnt. Jede derselben ist in der Stachelrinne in der Art eingefügt, daß sie mittels einer der Länge nach ziehenden Furche der entsprechenden Schiene genau angepaßt ist. Dadurch ist das Hin- und Hergleiten der Borsten längs der Stachelrinne ermöglicht. An der Innenseite sind die Borsten rinnenförmig ausgehöhlt, einen engen Kanal bildend, welchen das Ei passieren muß (Legekanal). Die Ränder beider Halbrinnen sind durch eine elastische Membran miteinander vereinigt. Ferner geht die Stachelrinne in zwei, die Borste aber in einen Bogen über, welche an der Stachelbasis rechts und links divergieren.

Als Hilfsorgane sind 2 Platten angepaßt, die erste (oblonge Platte von Kraepelin) ventral, die zweite (quadratische Platte) seitlich gelegen. Der der Stachelborste angehörende Bogen ist mittels eines kleinen Zwischenstückes (Winkel, Hebelarm) mit den 2 Platten gelenkig verbunden. Die Bohrbewegungen werden dadurch ausgeführt, daß die 2 Platten mittels einer Rinne aneinander gleiten und jenes Gleiten durch den kleinen Hebelarm der entsprechenden Borste über-

1) Nach Künckel d'Herculais (1894) ist das Eierlegen der Acridier durch den Umstand ermöglicht, daß der Darm zuerst mit Luft gefüllt ist. Dadurch wird das Abdomen nicht nur prall gespannt, sondern noch um ein gutes Stück länger und zum Bohren fähig gemacht.

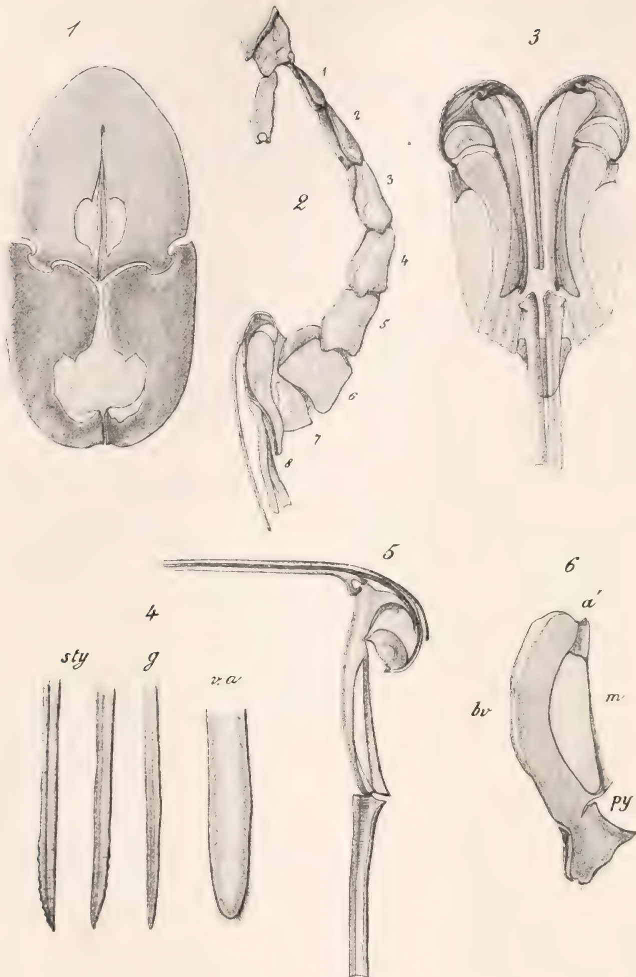


Fig. 101. **Rhyssa persuasoria** ♀ (Ichneumonide). — *1* Querschnitt der Legeröhre. Vergr. 187:1. Oben die Stachelrinne; unten die beiden Borsten mit dem Legekanal. — *2* Abdomen von der Seite, mit dem vom 7. und 8. Segment gebildeten Kiel. Vergr. 4:1. — *3* Der Kiel flach ausgebreitet. Vergr. 6:1. — *4* *va* Spitze der Scheidenklappe, *g* der Stachelrinne, *sty* der beiden Borsten. — *5* Die oblonge Platte, die Stachelrinne und die mittels des Winkels artikulierte Borste. Vergr. 6:1. — *6* Die quadratische Platte isoliert. Vergr. 6:1. *a'* Stelle wo der Winkel eingefügt ist, *br* ventraler mit der oblongen Platte artikulierter Rand; *m* membranöse (verdeckte) Partie, *py* Pygidium.

geführt wird. Dieser wundervolle Mechanismus ist von ADLER treffend dem Spiel eines WATT'schen Parallelogramms verglichen worden. Beiderlei Platten, welche unterhalb des 7. Bauchsegmentes kammartig hervortreten, sind, wie es scheint, den 8.—9. Segmenten homolog, während der Bohrer selbst, samt den Scheidenklappen. 3 Paaren ventraler Extremitäten entsprechen soll.

Die mit dem Legeapparat in Beziehung tretenden Drüsen sind: 1) zwei den Eileitern aufsitzende Erweiterungen (Ampullen), 2) eine unpaare mehrfach geteilte tubulöse Drüse (der sauren Drüse der Wespen homolog), 3) zwei eiförmige milchweiße Körper (Tubercules calloso-charnus von L. DUFOUR). — Die Eier sind im Ovarium derart gelagert, daß ihr langer Stiel in den Legekanal zuerst eindringt. Da jener Kanal im leeren Zustand höchstens 0,1 mm breit ist, so ist es a priori schwer zu begreifen, wie das viel dickere Ei hindurchgleiten kann. Dieses Hindurchgleiten wird dadurch erleichtert: 1) daß in dem Augenblick, wo der Eikörper eintritt, ein Teil seines Inhaltes in den Stiel gepreßt wird, 2) daß die beiden Stechborsten, ohne ihre Schienen zu verlassen, etwas auseinanderweichen und so der Legekanal entsprechend erweitert wird, 3) daß das fortschreitende Ei allenthalben von Flüssigkeit umgeben ist. Die Wirkung der Bauchmuskulatur wäre derjenigen einer hydraulischen Presse zu vergleichen.

Nach demselben Prinzip ist die Legeröhre der Gallwespen (Cynipiden) gebildet. Jedoch ist deren Mechanismus dadurch verschieden, daß nicht der Stiel des Eies, sondern der Eikörper selbst in den Legekanal zuerst eindringt. Ferner ist die Legeröhre beträchtlich kürzer, so daß ein größerer Teil des Dotters in den noch außerhalb des Kanals liegenden Stiel zurückgepreßt wird.

Eine paarige, am Eingang des Legekanals sitzende Drüse wird ihres fettigen Sekrets wegen Schmierdrüse genannt. Das von den accessorischen Drüsen abgesonderte Sekret ist dadurch ausgezeichnet, daß es in die Pflanzengewebe gebracht (infolge eines Reizes), die Bildung von besonderen, für jede Art typischen Wucherungen (Gallen) regelmäßig hervorruft. Nach einer anderen Auffassung sollen die Gallen nicht durch die Folgen des Stiches, sondern durch eine Einwirkung der Larven hervorgerufen werden (ADLER 1877, BEIJERINCK 1882).

Bei den Blattwespen (Tenthredinen) ist, im Gegensatz zu den eben behandelten Familien, der Bohrer dicker und kürzer, ferner ist seine Spitze dicker gezähnt.

Der Stachel der ♀ Wespen, Bienen usw. bietet ebenfalls 2 Scheidenklappen dar und zwischen denselben das eigentliche Stechorgan, welches wiederum aus der Stachelrinne und 2 Stachelborsten gebildet ist. Hier sind ebenfalls 2 Platten und ein Hebelarm (Winkel) jederseits vorhanden, deren Spiel das plötzliche Hervortreten des Stachels verursacht. Die Hauptunterschiede liegen darin: 1) daß die Scheidenklappen (Taster) die oblongen Platten direkt fortsetzen, 2) daß der kurze, kräftige Stachel mit einer Spitze endet, welche nicht nur sehr scharf, fein gezähnelt, sondern überdies noch von kleinen Löchern durchsetzt erscheint, 3) daß der zwischen den Borsten befindliche Kanal nicht die Eier, sondern das Gift nach außen führt. Ferner liegt der Apparat nicht am Ende des Abdomens, wie es bei den Terebrantia der Fall ist, sondern im Innern versteckt.

Ueberhaupt stellt derselbe eine mehr unabhängige Bildung dar, und da der Genitalgang, der Mastdarm, die Giftdrüsen und der Stachelapparat zu einem Komplex vereinigt sind, so werden die betreffenden Organe beim Präparieren mit herausgenommen und bleiben mit dem Stachel in Verbindung.

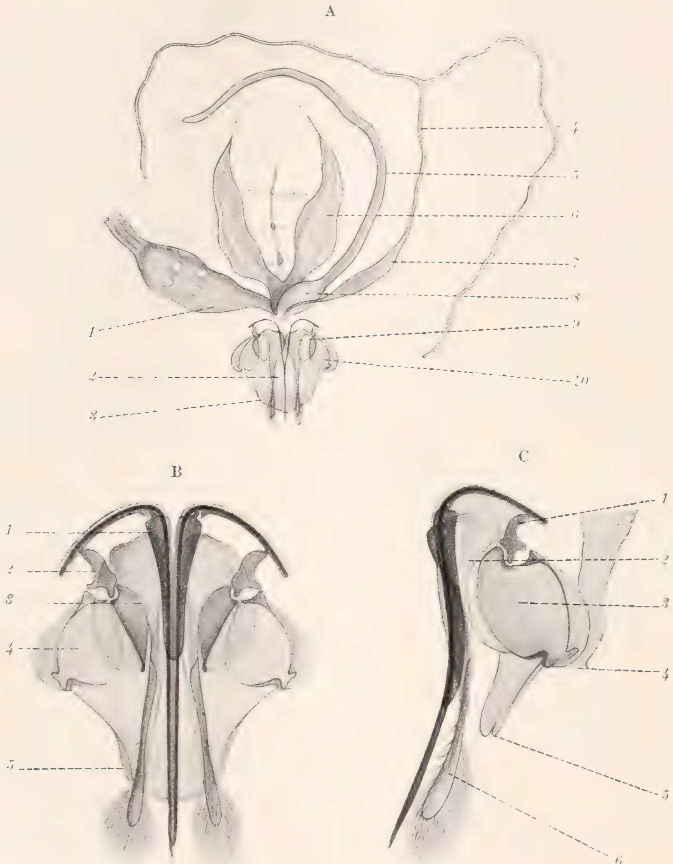


Fig. 102. **Xylocopa tenuiscapa** (Ceylon). A Stachel und Giftapparat. Ventrale Seite. *1* Rectum mit den 6 Rectaldrüsen, *2* Stachel, *3* Rand der Genitalöffnung, *4* saure Giftdrüse, *5* alkalinische Giftdrüse, *6* Eierstock, *7* Ampulle der sauren Drüse, *8* Ampulle der alkalinischen Drüse, *9* oblonge Platte in die Stachelscheide (Taster) auslaufend, *10* quadratische Platte. B Der Stachelapparat (flach gelagert). Vergr. 9 : 1. *1* Stachelrinne, *2* Winkel, *3* oblonge, in die Stachelscheide fortgesetzte Platte, *4* quadratische Platte, *5* Genitalplatte. C Der Stachelapparat von der Seite. Vergr. 9 : 1. *1* Winkel, *2* oblonge Platte, *3* quadratische Platte, *4* After, *5* Genitalplatte, *6* Stachelscheide.

Morphologisch ist, wie es scheint, der Stützapparat aus den 7.—8. oder 7.—9. Bauchsegmenten entstanden. Es sind nämlich 6 Bauchringe äußerlich sichtbar: dann kommt die Stachelarmatur, welche mit dem 6. Segmente durch eine elastische Membran verbunden ist. Am Stachel selbst sind, wie bei Rhyssa, drei modifizierte ventrale Fortsätze zu erkennen.

Was den Giftapparat betrifft, so sind an demselben 3 Teile zu unterscheiden: 1) die saure Drüse, 2) die Giftampulle, 3) die ein besonderes Toxin führende alkalinische Drüse.

Die längliche, fast fadenförmige Drüse ist dadurch ausgezeichnet: 1) daß sie ein saures Sekret (Ameisensäure) sezerniert, 2) daß sie am Gipfel der Ampulle aufgesetzt und meist gabelig gespalten ist. Hinten geht sie in eine Erweiterung über, die schon erwähnte Giftampulle. Die dorsalwärts von letzterer in den Stachelkanal mündende alkalinische Drüse stellt einen kürzeren, einfachen Schlauch dar. Am meisten entwickelt ist der Giftapparat bei den Wespen. Bei V. crabro z. B. gibt es eine große eiförmige, muskulöse Ampulle, welche durch eine plötzliche Kontraktion ihren Inhalt in den Stachelkanal ergießen kann. Die schon an ihrer Basis gespaltene, saure Drüse besteht aus zwei langen, aufgewickelten Fäden. Ein ähnliches Verhalten findet sich bei Eumenes. Bei der Biene ist das Giftreservoir kleiner, mehr durchsichtig, die kürzere saure Drüse erst weiter vorn gabelig gespalten. Bei Xylocopa tenuiscapa (Fig. 102) ist die Ampulle der sauren Drüse wenig entwickelt, dafür aber an der Basis der alkalinischen Drüse ein zweites Reservoir vorhanden. Bei einigen Hymenopteren (Crabronidae, Cryptus) ist eine dritte (accessorische) Drüse mit dem Stachelkanal in Verbindung. (Kraepelin 1873, Carlet 1884, 1890, Bordas 1897.)

Unter den Ameisen haben die ♀ der Myrmiciden einen demjenigen der Wespen ähnlichen Stachel, während die Formiciden einen rudimentären, zum Stechen untauglichen Apparat besitzen. Eine Giftampulle existiert jedoch in beiden Familien, sowie eine saure und eine alkalinische Giftdrüse. Die Ampulle, in welcher die Ameisensäure aufgespeichert wird, ist bei den Formiciden (Arbeiterinnen) sogar besonders entwickelt und wird dazu benutzt, ihren Inhalt in einer gewissen Entfernung auszuspritzen. Ferner mündet die saure Drüse nicht direkt in die Giftampulle, sondern sie bildet einen langen, geschlängelten, in deren Wandung gestellten Schlauch (Polster). Die Elemente, welche die Wandungen bekleiden, sind einzellige Drüsen, dadurch ausgezeichnet, daß aus jeder derselben ein feines Kanälchen hervortritt. Dagegen weist die alkalinische Drüse (Nebendrüse) ein gewöhnliches Kubikepithel auf, mit einer als Behälter fungierenden Zentralhöhle. (Meinert 1860, Dewits, Forel 1877.)

D. Männliche Kopulationsorgane.

Dieselben können unter Umständen gänzlich fehlen: in diesem Falle legen sich beim Begattungsakte die Geschlechtsöffnungen des ♂ und ♀ einfach gegeneinander. Eine solche Disposition findet sich z. B. bei den Termiten.

Sofern der Kopulationsapparat vorhanden ist, setzt er sich aus zwei Partien zusammen: 1) einem häutigen Penis, 2) chitinösen Stücken, welche zur Erektion und zum Festhalten im Innern der

Scheide dienen. Der Penis ist nichts anderes als die Endpartie des Ejakulationskanals, welche sich mit einem Teil der normalerweise nach innen gekehrten Körperwand nach außen umstülpt. Die accessorischen Stücke stellen wahrscheinlich (z. B. bei den Coleopteren) die beiden hintersten mehr oder weniger modifizierten Sternite dar. Dieser Apparat, dessen Gesamtheit das erektile Organ (Aedoeagus oder Aedeagus Sharp 1912) bildet, ist in Ruhelage mit seinen Vorstreck- und Rückziehmuskeln im Innern des Abdomens verborgen. Außerdem beobachtet man bei vielen Insekten (Phasmiden, Acridiern. Ephemeriden, Odonaten, Neuropteren, Lepidopteren, Dipteren, einigen phytophagen Hymenopteren) eigene Genitalzangen (genital claspers, styles, rhabdopodes), welche, wenn diese Gebilde umgewandelte Gliedmaßen darstellen, den Stücken der Legeröhre (Gonapophysen) des Weibchens entsprechen. Die ♂ Ephemeriden besitzen außer den Cerci noch 1 oder 2 Paare von aus 2—3 Gliedern bestehenden Rhabdopoden.

Escherich (1872), welcher die äußeren Teile des Genitalapparates der Insekten im allgemeinen bespricht, unterscheidet mit Kraatz 2-, 3- und 4-klappige (bi-, tri- und quadrivalvuläre) Genitalanhänge. Besonders klar, weil freiliegend und wenig differenziert, erscheint der Bau der betreffenden Organe bei den erdgeschichtlich alten Ordnungen der Orthopteren und Odonaten. Bei den letzteren zeigt z. B. die weniger hoch entwickelte Unterordnung der Zygoptera 2 Paar Valven, ist also quadrivalvulär, bei der höher stehenden Unterordnung der Anisoptera ist das dorsale Paar der Valven verwachsen, sie sind daher trivalvulär. Die erdgeschichtlich jüngeren Ordnungen neigen in vielen Arten zu einer Reduktion der Valven, welche dann aber meist eine feinere Differenzierung in ihrem Baue aufweisen (R. Standfuss).

Das von Rathke (1832), Burmeister (1832), L. Dufour (1835), Siebold (1838—1840), Kolbe (1893), Ingenitzky (1893) studierte männliche Kopulationsorgan der Libelluliden ist in einer am 2. und 3. Abdominalringe befindlichen ventralen Furche gelegen. Es setzt sich aus einer vorderen Partie zusammen, die eine mediane Höhlung aufweist, welche von 6 hornigen Stücken umgeben ist, deren beide vordere, kleinere einen beweglichen Haken tragen; ferner aus einer viereckigen, mittleren Partie, welche eine rinnenartige Aushöhlung trägt und für einen starken, beweglichen Haken die Ansatzstelle liefert und endlich einem hinteren Haken, welcher drei bewegliche Segmente begreift und den Penis darstellt. Nach hinten zu befindet sich ein trommelförmiges Gebilde, das in seinem hinteren Teile offen ist, und ein längliches, vom 3. Ventralringe abhängiges Stück. Der Samenbehälter ist in dieser trommelförmigen Anschwellung enthalten und öffnet sich in einer verlängerten Rinne bis zum Penis. Jederseits vom Behälter befinden sich elastische Säcke, welche chitinöse Filamente enthalten und aus einer Hypodermiseinstülpung hervorgegangen sind. Das ♂ füllt seinen Behälter mit Sperma zu verschiedenen Malen durch wiederholtes Andrücken: zu diesem Zwecke führt es dort das Ende des Abdomens ein: während dieses Aktes führt der ganze Körper konvulsivische Zuckungen aus. Die Begattung geschieht auf folgende Weise: Das ♂ ergreift das ♀ am Halse vermittelst der am Ende seines Hinterleibes befindlichen Zange; hierauf biegt das ♀ sein Abdomen unter dasjenige des ♂ zurück, so daß seine

Vulva unter den Begattungsapparat zu stehen kommt. Elastische, jederseits des Samenbehälters gelegene Säcke bewerkstelligen durch Druckwirkung das Ausfließen seines Inhaltes (nach HENNEGUY 1904).

Coleoptera. Bei Cissites (Fam. Vesicantia) hat sich, wie es scheint, das Begattungsorgan auf Kosten des 9. und 10. Segmentes gebildet. Beide sind rinnenförmig ausgehöhlt und beweglich einander angefügt (Fig. 103). Der äußere, vermutlich dem 9. Segment entsprechende Teil („tegmen" nach SHARP) besteht aus 2 Stücken, von denen das proximale („basal piece") löffelförmig erweitert ist. Das innere („median lobe"), welches angeblich dem 10. Segmente entspricht, steht mit dem Vas deferens in Verbindung.

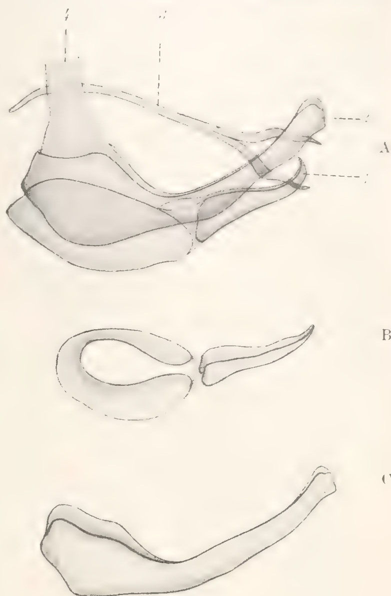


Fig. 103. **Cissites testaceus** (Vesicantia) aus Ceylon. A Begattungsorgan des Männchens. Vergr. 14:1. *1* äußeres, *2* inneres Stück, *3* Furcula, *4* Vas deferens. — Die Muskeln und die elastische Membran sind entfernt worden. B äußeres, C inneres Stück isoliert.

Durch eine nahe an deren Spitze befindliche Oeffnung wird während der Begattung der tubulöse Penis nach außen vorgestülpt.

Ein an seiner Basis gabelig geteilter Stiel (Furcula) ist dazu bestimmt, den Rückziehmuskeln einen festen Ansatz zu bieten. — Bei Melolontha, Oryctes usw. ist die Basalplatte sehr groß, kapselartig aufgetrieben („Tambour" von STRAUSS-DURKHEIM 1828). ♂ und ♀ haften fest aneinander; die Begattung kann 1—3 Tage dauern. — Bei Procrustes und anderen Carabiden ist der mittlere Lappen sehr lang, sichelartig gekrümmt, asymmetrisch (nach links gerichtet), das Tegmen dagegen wenig entwickelt. Häufig wird das gekrümmte, mehr auffallende Stück kurzweg Penis oder Spiculum genannt. SHARP hat durch Lufteinblasen bei mehreren Coleopteren das Vorhandensein eines häutigen Sackes („internal sac") zu zeigen vermocht, welcher, gleichzeitig mit dem Penis nach außen vorgestülpt, diesen wie ein Praeputium einhüllt. Dieser Sack ist öfters an bestimmten Stellen mit kleinen Stacheln besetzt, die zum Festhalten im Innern der Scheide dienlich sein werden. — Genitalzangen sind bei Coleopteren niemals vorhanden. Die Stücke, welche bei der Gattung Malthodes zum Festhalten des ♀ dienen, sind als einfache Verlängerungen der Endsegmente aufzufassen.

Hymenoptera. — Das Begattungsorgan der Vespa crabro besteht aus zwei seitlich gelegenen, löffelförmigen Klappen und einem unpaaren, rinnenförmig ausgehöhlten, hinten in 2 Zipfel erweiterten Mittelstück. Letzteres ist mit dem Vas deferens in Verbindung. Der Apparat, obgleich sehr verschieden, ist wohl morphologisch dem Stachel und den Stachelklappen des ♀ homolog.

Bei Xylocopa sind die seitlichen Klappen fester miteinander verwachsen, eine dunkelbraune, abgerundete Kapsel bildend; das gabelig geteilte, mit Widerhaken besetzte Mittelstück trägt an seiner Spitze eine papillenartige Verlängerung. Das Organ wird nach dem Coitus abgerissen, wodurch der Tod des ♂ verursacht wird.

Bei der Biene (Drohne) geht der Ductus ejaculatorius in eine weißliche Anschwellung über, in welcher die Spermien zu einem Klumpen (Spermatophor) zusammengeballt werden. Ein jene Anschwellung schützendes Chitinstück wird Bohne oder Linse genannt. Hinter demselben finden sich noch: 1) ein fächerförmiger, gezahnter Fortsatz, 2) eine mit 5 Chitinleisten versehene Partie, welche das Hinausgleiten des Apparates verhindert, 3) zwei seitlich stehende membranöse Säcke (pneumophyses), welche während der Begattung mit Luft gefüllt und in entsprechende Aussackungen der Scheide aufgenommen werden, 4) eine haarige Platte (Maske von Réaumur). Da der ganze Apparat, um den Austritt der Spermatophoren zu ermöglichen, sich nach außen ausstülpen muß, ist die Begattung nur während des Fluges möglich, der einzigen Zeit, in welcher die Luftsäcke des Abdomens mit Luft gefüllt sind. Auch hier wird das betreffende Organ nach dem Coitus abgerissen (die übrigen Drohnen werden von den Arbeiterinnen getötet). (Swammerdam 1737, Réaumur 1740, Huber 1814, Girard 1878, Vogel 1880, Cheshire 1886, Cowan 1890.)

Lepidoptera (Fig. 104 A, B). Der männliche Kopulationsapparat ist einer dreiteiligen Zange vergleichbar, an welcher der unpaare Ast

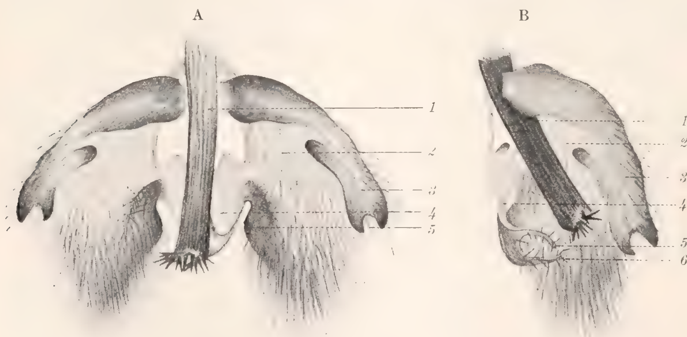


Fig. 104. **Smerinthus populi** ♂. Begattungsorgane. Vergr. 8 : 1. A Ventralansicht. *1* Penishülse, *2* Valve, *3* Harpe, *4* Penisdeckel (tegmen), *5* Uncus. (Scaphium durch den Uncus verdeckt.) B Seitenansicht, die linke Valve weggelassen. *1* Penis, *2* rechte Valve, *3* Harpe, *4* Penisdeckel (tegmen), *5* Uncus, *6* Scaphium. (Nach Zeichnungen von R. Standfuss jun.)

(Uncus) dorsalwärts angebracht ist, während die anderen (Valves) sich links und rechts von der Ventralseite befinden. Der gesamte Apparat ist auf Kosten des 9. und 10. Abdominalsegmentes gebildet; das 10. Segment ist unvollständig, ventralwärts offen, das 9. wird an den Seiten durch ein schmales Band dargestellt, dorsalwärts dagegen durch eine ziemlich dicke Verlängerung, die in ihrem oberen Teil konvex, im unteren konkav ist, als Tegmen bezeichnet wird und mit dem Uncus in Verbindung steht. Seine ventrale Partie besitzt oft eine hohle Verlängerung, welche sich mehr oder weniger tief in das Abdomen einsenkt und mit der Bezeichnung Saccus belegt wird. Dieses 9. Segment, mit seinem Tegmen nach oben und seinem Saccus nach unten, bildet einen vollständigen Ring; die Valven sind an den Seiten unterhalb der Mitte angebracht; diese bloß locker angelegten Stücke stellen vielleicht Gonapophysen dar. Die Valven, deren Form je nach den Arten variiert, sind gewöhnlich nach innen zu konkav und öfters von zwei schmalen Hörnern überragt, die entweder gerade oder gekrümmt sein können (als Harpes bezeichnet). Der dem 10. Segment angehörige Uncus ist gewöhnlich an der Basis, an seiner Verbindungsstelle mit dem „Tegmen“ mit zwei symmetrischen Stücken („Scaphium“) ausgerüstet, die in eine oder mehrere Spitzen auslaufen. Während die Analöffnung sich unterhalb des Uncus zwischen den beiden Scaphium-Stücken befindet, ist der Penis weiter unten zwischen den beiden Valven angebracht Diese Penis-Verlängerung des Ausführkanales ist ein weiches, vorstülpbares Gebilde, das indessen durch eine chitinige Röhre verläuft, welche zwischen den Valven hervortritt und deren Ende öfters mit Haken zum Festhalten ausgestattet ist (nach Reverdin 1910).

Diptera. Verschiedene Dipteren (Tipula, Trypeta etc.) besitzen ein langes und enges, bogenförmig gekrümmtes Penis-Futteral (Fig. 105).

Die ♂ Tipula zeigt eine Genitalzange von komplizierter Gestalt und hakenförmigem Ende. — Bei den Culiciden bieten die mannigfaltigen Formverhältnisse der Haftzangen des männlichen Genitalapparates willkommene Anhaltspunkte zur systematischen Unterscheidung.

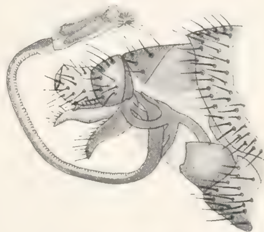


Fig. 105. **Rhagoletis (Trypeta) pomonella** ♂. Ende des Abdomens mit dem ausgestülpten Penis (nach J. Illingworth 1912).

XVI. Die Embryonalentwickelung

wollen wir am Beispiel derjenigen eines Wasserkäfers (Hydrophilus) skizzieren.

Das Ei ist gestreckt eiförmig, mit spitzem vorderen und stumpfem hinteren Pole. Die Furchung verläuft nach dem Typus derjenigen der centrolecithalen Eier und führt zur Bildung einer Blastosphaera. An dieser unterscheiden wir eine einschichtige, oberflächliche Lage kleiner Zellen, das Blastoderm, und den von diesem umhüllten Nahrungsdotter mit eingestreuten Kernen.

Die Bildung des Embryos geht nur von einer Seite, der zukünftigen Bauchseite, der eiförmigen Blastosphaera aus, an welcher die

Blastodermzellen höher sind als an der übrigen Oberfläche[1]). Wir können diesen Teil des Blastoderms als Embryonalanlage bezeichnen. Frühzeitig lassen sich an ihr Segmentgrenzen als quere Streifen oder Linien bei äußerlicher Betrachtung unterscheiden. Vorn und hinten treten zwei seitliche Längsfurchen auf, die einander von vorn und hinten entgegenwachsend, sich miteinander vereinigen und

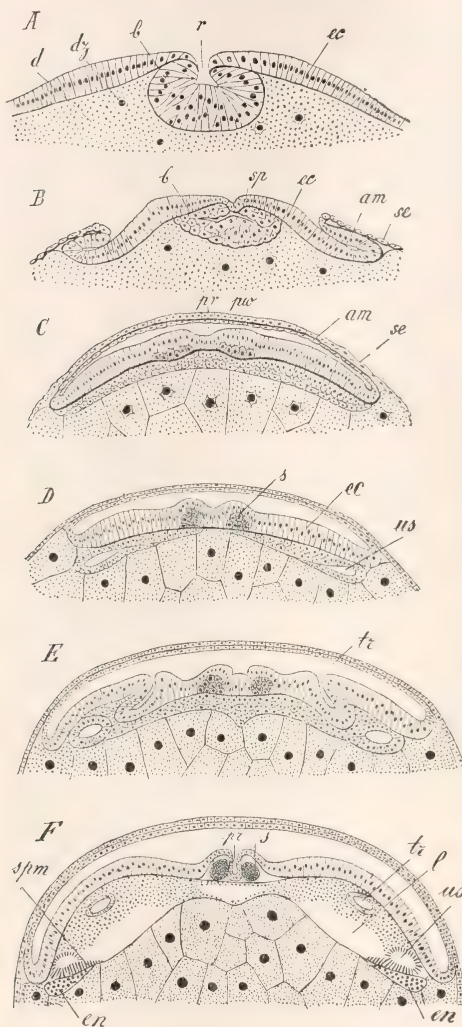


Fig. 106. **Querschnitte durch die Embryonalanlagen von sechs aufeinanderfolgenden Stadien der Hydrophilus-Entwickelung** (nach Heider). A entspricht dem in Fig. 108 A abgebildeten Stadium an dem Punkte *a*, wo die Ränder der Einstülpung sich einander am meisten genähert haben. B ist ein Querschnitt durch das Stadium Fig. 108 D, an der Stelle, wo die Amnionfalten den Keimstreif noch nicht vollständig überwachsen haben (vordere Segmente). C ist ein Querschnitt durch ein Rumpfsegment des in Fig. 108 E abgebildeten Stadiums. D, E, F sind Querschnitte älterer Stadien. *am* Amnion, *b* mediane Einstülpung des Blastoderms, die größtenteils zum Mesoderm wird, *d* Nahrungsdotter, *dz* Dotterzellen, *ec* Ektoderm, *pr* Primitivrinne, *pw* Primitivwülste des Zentralnervensystems, *r* Blastoporus, *sp* Spalte im Mesoderm (Rest des Einstülpungslumens), *se* seröse Hülle, *l* definitive Leibeshöhle, *en* Entoderm, *s* Seitenstränge der Anlage der Bauchganglienkette, *spm* viscerales Blatt des Mesoderms, *tr* Tracheenanlage (in E als Einstülpung des Ektoderms, in F im Querschnitt), *us* Ursegment (Mesodermbläschen).

1) Der Insektenkörper ist, mit demjenigen eines Wirbeltieres verglichen, umgekehrt orientiert mit dem Rücken nach unten.

so an der Embryonanlage einen peripheren Teil, die Seitenplatten, von einem zentralen Teil, der Mittelplatte, abgrenzen. Die Mittelplatte sinkt in die Tiefe und bildet so den Boden einer rinnenförmigen, medioventralen Einstülpung, deren Ränder einander von beiden Seiten her entgegenwachsen. Die Einstülpung ist auf Fig. 106 A im Querschnitt dargestellt. Ihr Rand wird als Rand des Blastoporus aufgefaßt. Wie sich die seitlichen Ränder dieses Blastoporus in der Mittellinie nähern und schließlich miteinander verschmelzen, erläutert

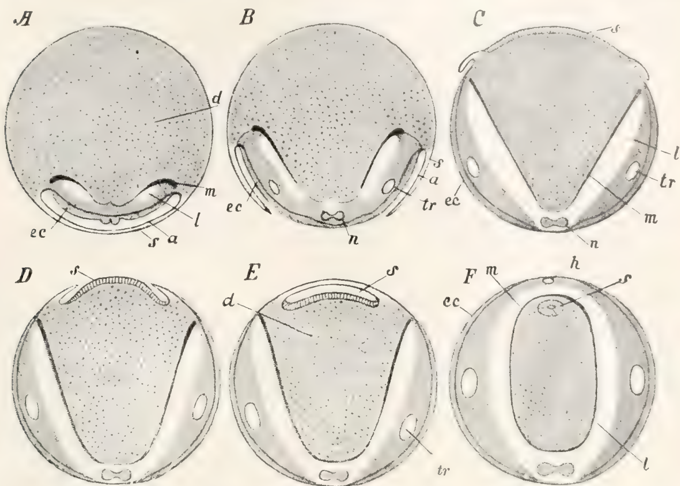


Fig. 107. **Schema der Bildung des Rückenrohres (Involutionsprozeß der Embryonalhäute) bei Hydrophilus** (nach GRABER und KOWALEWSKY). A Querschnitt durch ein Ei, dessen Embryonalanlage noch von Amnion (*a*) und Serosa (*s*) überdeckt ist. B Amnion und Serosa sind in der Mittellinie verwachsen und zerrissen, haben sich daher nach Art einer Falte seitlich zurückgezogen. C Durch Kontraktion der Serosa rückt die Falte mehr dorsalwärts. D Die kontrahierte Serosa (Rückenplatte) wird von der Falte überwachsen. E Durch Verwachsen der Falte ist das Rückenrohr zum Abschluß gekommen. F Der Mitteldarm ist dorsalwärts geschlossen und hat das Rückenrohr (*s*) in sich aufgenommen. *a* Amnion, *d* Nahrungsdotter, *h* Herz, *l* Leibeshöhle, *m* Mitteldarmanlage, *n* Nervensystem, *s* Serosa und deren Umwandlungsprodukte: Rückenplatte und Rückenrohr, *tr* Tracheenhauptstamm, *ec* Ektoderm.

die Fig. 108 A, B, C. Nach Schluß des Blastoporus ist die Einstülpung zu einem medio-ventralen Längsrohre geworden, über welches das Blastoderm der früheren Seitenplatten kontinuierlich hinwegzieht.

Noch vor dem Verschluß des Blastoporus tritt die Anlage des Amnions und der serösen Hülle, jener bei den Insekten so allgemein verbreiteten Embryonalhüllen auf.

Am Rande der Embryonalanlage erhebt sich nämlich eine Blastodermfalte, welche von allen Seiten immer weiter über die Embryonalanlage vorwächst und diese bedeckt. So kommt letztere in den Grund einer Höhlung zu liegen, deren anfangs weit offene

Mündung durch Verwachsen der Amnionfalten immer kleiner wird und schließlich über den Vorderteil der Embryonalanlage gänzlich geschlossen wird. Querschnitt B, Fig. 106, zeigt die sich erhebenden Amnionfalten, Querschnitt C zeigt sie schon über der Embryonalanlage zu einer kontinuierlichen Decke verwachsen. Auf den Oberflächenbildern Fig. 108 sind die Falten mit *af'* und *af''* bezeichnet.

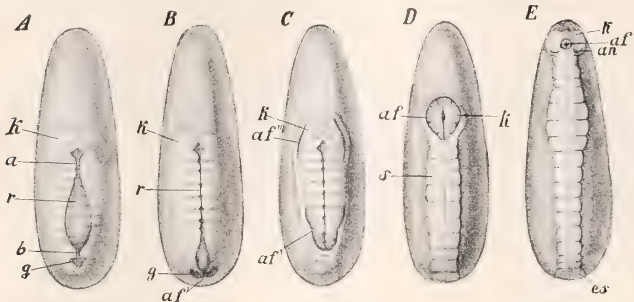


Fig. 108 A—E. **Ventralansicht von 5 Entwickelungsstadien von Hydrophilus** (nach Heider). Das Vorderende ist nach oben gerichtet. *a* und *b* Stellen, an denen der Blastoporus zuerst sich schließt, *af* Rand der Amnionfalte, *af'* Schwanzfalte, *af''* paarige Kopffalte des Amnions, *an* Antenne, *es* Endsegment, *g* grübchenförmige Einstülpung (Anlage der Amnionhöhle), *k* Kopflappen, *r* rinnenförmige, medio-ventrale Einstülpung, *s* vom Amnion überdeckter Teil des Keimstreifs.

Die Höhle, welche durch das Amnion gebildet wird, bezeichnet man als Amnionhöhle. Ihre Decke besteht ihrer Entstehung zufolge aus 2 Epithellamellen, einer innern, welche am Rande der Embryonalanlage in deren Blastoderm sich fortsetzt und das eigentliche Amnion darstellt und einer äußern, welche sich am Rande der Embryonalanlage in das Blastoderm der ganzen übrigen dorsalen Oberfläche des Eies fortsetzt und mit diesem zusammen eine ununterbrochene Epithelmembran darstellt, die seröse Hülle, welche das ganze Ei mit seiner Embryonalanlage und dem Amnion allseitig umgibt.

Das Amnion und die seröse Hülle haben keinen Anteil am Aufbau des Embryos. Letzterer legt sich ausschließlich aus dem Blastoderm der Embryonalanlage und aus dem eingestülpten Rohre an, welches wir als Keimstreifen bezeichnen wollen. Das Blastoderm der Embryonalanlage wächst nämlich an seinem peripheren Rande immer weiter gegen die Rückenseite vor, so daß es schließlich als Ektoderm den Embryo allseitig umhüllt.

Diesen Vorgang, sowie das Schicksal des Amnions und der Serosa, will ich, der Darstellung der übrigen Entwickelungsvorgänge vorgreifend, an der Hand folgender schematischen Abbildungen von Querschnitten beschreiben. Fig. 107 A schließt sich an Fig. 106 F an, nur ist die Bauchseite des Embryos nach unten gekehrt. Auf Fig. 107 B sehen wir das Amnion und die seröse Hülle in der ventralen Mittellinie zerrissen, nachdem vorher eine Verwachsung derselben ebenfalls in der ventralen Mittellinie stattgefunden hat. Amnion und seröse

Hülle bilden deshalb jederseits eine ventralwärts vorragende Falte. Bei C hat sich die Serosa kontrahiert und ist zu der sogenannten Rückenplatte geworden, die nunmehr aus hohem Zylinderepithel besteht. Gleichzeitig hat sich das Ektoderm der Embryonalanlage auf beiden Seiten weiter nach der Rückseite zu ausgebreitet. Bei D hat sich die Falte (welche aus dem Amnion und einem Teil der Serosa hervorging) nach oben umgeschlagen und die Rückenplatte hat sich noch stärker kontrahiert. Bei E haben die Falten die Rückenplatte überwachsen und ihre Ränder sind in der dorsalen Mittellinie verwachsen. Durch diesen Vorgang kommt das sogenannte Rückenrohr zustande, welches in der Dotter einsinkt. Das Ektoderm bedeckt jetzt den Embryo auch auf der Rückseite. Indem das Ektoderm den Dotter ganz umwächst und in der dorsalen Mittellinie zum Verschluß gelangt, wird das den Dotter mitsamt dem Rückenrohr einschließende Mitteldarmrohr gebildet. Mit dem Dotter wird dann auch im Innern des Mitteldarmes das Rückenrohr aufgelöst und resorbiert.

Bei andern Insekten verlaufen die Vorgänge in ähnlicher Weise. Der wichtigste Unterschied wird dadurch bedingt, daß von Anfang an der Dotter zwischen das Amnion und die Serosa eindringt, so daß der Embryo mit dem Amnion tief in den Dotter eingesenkt erscheint. Nur an einer Stelle bleibt das Amnion mit der Serosa in Verbindung. An dieser Stelle verlöten sich beide Membranen, und hier entsteht dann später durch Zerreißung ein Loch, aus welchem der Embryo mitsamt dem Amnion sich nach außen ausstülpt. — Bei den Lepidopteren kommt es nicht zur Bildung eines Rückenrohrs: die Embryonalhäute werden hier einfach vom Embryo abgeschnürt und dienen der jungen Raupe als erste Nahrung. Aehnlich verhalten sich vielleicht die Dipteren und Hymenopteren.

Ich kehre nach dieser Abschweifung zur Darstellung der Entwickelungsvorgänge an der Embryonalanlage selbst zurück.

An den Querschnitt Fig. 106 A reiht sich der Querschnitt B eines etwas älteren Stadiums an. Der Blastoporus erscheint hier geschlossen. Das eingestülpte Rohr (Keimstreifen) ist dorsoventral komprimiert mit spaltförmigem Lumen. Der Querschnitt C von einem weiteren Stadium zeigt uns den Keimstreifen flächenhaft unter dem Ektoderm der Embryonalanlage ausgebreitet. Letzteres ist zu beiden Seiten der Mittellinie verdickt und zweischichtig. Die verdickten Stellen sind Querschnitte von Längswülsten (Primitivwülsten), zwischen welchen eine seichte mediane Längsrinne (Primitivrinne) vorhanden ist. Die tieferen Zellen der Längswülste bilden die zwei Seitenstränge, aus denen die paarigen Teile des Bauchmarkes hervorgehen. Im Dotter hat sich auf diesem Stadium die sogenannte Dotterfurchung vollzogen, indem sich um jeden Dotterkern die zugehörige Dottermasse abgegrenzt hat und in dieser Weise große Dotterschollen entstanden sind.

Auf dem Querschnitt D sehen wir den Keimstreifen in zwei seitliche Hälften geteilt und in jeder Hälfte einen Spaltraum auftreten, der zur Höhlung der Ursegmente wird. Diese erscheinen auf dem Querschnitte E eines älteren Stadiums deutlicher abgegrenzt. Sie stellen Mesodermbläschen (Somiten) dar, welche sich jederseits segmental wiederholen. Das übrige Mesoderm des Keimstreifens hat sich in der Mittellinie wieder vereinigt. Jederseits neben den Primitivwülsten stülpt sich das Ektoderm ein zur Anlage einer Trachee.

Diese Tracheenanlagen treten paarig und segmentweise auf, wie die ventrale Oberflächenansicht Fig. 109 zeigt, wo man die äußeren Mündungen (Stigmen) sieht

Auf dem einem weitern Stadium entnommenen Querschnitt F hat sich der Keimstreif von der Oberfläche des Dotters etwas zurückgezogen und läßt so einen Raum entstehen, der zur definitiven Leibeshöhle wird und später mit den Höhlen der Segmentbläschen verschmilzt.

Die Längsstämme der Tracheen sind schon gebildet. Man sieht ihren Querschnitt. Die Seitenstränge des Nervensystems haben sich

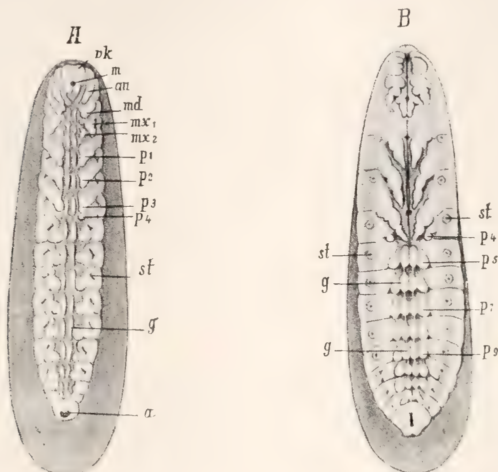


Fig. 109. A und B **Hydrophilus-Embryonen mit den Extremitätenanlagen** (nach Heider). Bei dem etwas älteren Embryo B sind die später verschwindenden Rudimente von Abdominalfüßen besonders deutlich zu sehen. *a* Afteröffnung, *an* Antenne, *g* Anlage der Bauchganglienkette, *m* Mundöffnung, *md* Mandibel, mx_1 1. Maxille, mx_2 2. Maxille (Anlage der Unterlippe), p_1, p_2, p_3 Thoraxbeinpaare, p_4, p_5, p_7, p_9, Extremitätenrudiment des 1., 2., 4. und 6. Abdominalsegmentes, *st* Stigmen, *vk* Vorderkopf.

vom Ektoderm (Hypodermis) gesondert, zwischen ihnen ist die Primitivrinne tiefer geworden. Die Verschmelzung ihres Bodens mit den Seitensträngen liefert die Querkommissuren des Bauchmarks. Jederseits finden wir zwischen dem Dotter und den Segmentbläschen eine neu auftretende Zellschicht. Diese Zellschicht stellt das Entoderm dar. Indem sie sich mit der Zeit überall auf der Oberfläche des Dotters ausbreitet, wird sie zum Epithel des den Dotter einschließenden Mitteldarmes. Der Dotter wird später allmählich resorbiert. Die dem Entoderm anliegende Wand der Mesodermbläschen (die auch als „Somiten“ bezeichnet werden) folgt dem Entoderm bei seiner Umwachsung des Dotters und liefert als viscerales Blatt des Mesoderms die Muskelwand des Mitteldarmes.

Lange bevor alle diese Vorgänge sich abgespielt haben, haben sich in der Kopfregion der Embryonalanlage das Stomodaeum, am Hinterende (am Endsegment) derselben das Proctodaeum als Ektodermeinstülpungen gebildet, welche später mit dem Mitteldarm in offene Verbindung treten. Die MALPIGHIschen Gefäße entstehen als Ausstülpungen des ektodermalen Proctodaeums.

Die Gliedmaßen (Fig. 109) treten als paarige knospenförmige Ausstülpungen des Ektoderms und des darunter liegenden Mesoderms zu seiten der Primitivwülste medialwärts von den Stigmen auf. Wichtig ist die Tatsache, daß außer den Anlagen der bei dem erwachsenen Tier ausschließlich vorhandenen Kopf- und Brustgliedmaßen auf einem gewissen Stadium noch ganz deutliche Anlagen von Abdominalgliedmaßen (vergleiche besonders Fig. 109 B) vorkommen, von denen ganz besonders diejenigen des ersten Abdominalsegmentes sehr kenntlich sind. Diese Anlagen werden später rückgebildet.

Der Ursprung des Entoderms verdient eine besondere Betrachtung. Der auf der Rückenseite des Embryos gelegene Dotter schließt bei der Mehrzahl der Insekten eine gewisse Anzahl von Kernen ein, welche auf das umliegende Cytoplasma eine anziehende Wirkung ausüben und so eine sekundäre Dotterfurchung veranlassen. Ein Teil der so entstandenen Zellen, welche in einer Schicht angeordnet sind, kann ein Entoderm hervorgehen lassen. Dasselbe beteiligt sich bisweilen an der Bildung des Mitteldarms, indem es, wie bei den Metazoen im allgemeinen, zum Ausgangspunkt eines Darmdrüsenblattes wird. Dieser Bildungsmodus ist beispielsweise bei den Lepismen und den Libelluliden beobachtet worden. Bei der Mehrzahl der Insekten hingegen (höhere Orthopteren, Chrysomeliden, Biene, Musciden usw.) entstammt das Epithel des Mitteldarms einer Wucherung, welche den Grund der Stomodaeum- bzw. Proctodaeumeinsackung zum Sitze hat. Von diesen Regionen aus entspringen die Zellbänder, welche schließlich den Ernährungssack zwischen sich fassen. Das Epithel des Mitteldarms ist somit ektodermalen Ursprungs. Dem Entoderm, welches bloß ein vorübergehendes Dasein hat, fällt als einzige Aufgabe zu, bei dem Schwunde des Dotters mitzuhelfen.

Zuweilen enthält der Dotter keine Kerne, wenn die Furchung beendigt ist. Das Entoderm entsteht in diesem Falle auf Kosten gewisser Zellen, welche sich aus der Blastodermumhüllung losmachen und in den Dotter eindringen. Als Haupttypen, bei welchen dieser Bildungsmodus des Entoderms konstatiert worden ist, sind zu nennen Campodea (VOGEL 1897), Gryllotalpa (HEYMONS 1895) und Mantis (GIARDINA 1897). — Bei gewissen Insekten endlich, deren Embryo außerhalb der Eihülle seine Nahrung findet, verschwindet das Entoderm mehr oder weniger vollständig. So namentlich bei den viviparen Aphiden und den parasitischen Hymenopteren.

Nach GANIN (1874), GRASSI (1884), VOELTZKOW (1888), HEYMONS (1890—87), LECAILLON (1897).

Darm. Der Darm der Insekten setzt sich theoretisch aus drei Partien zusammen:

1) das Stomodaeum, welches nicht bloß die Mundhöhle, sondern auch den Pharynx, den Oesophagus, Vormagen und Kropf bildet;

2) das Proctodaeum, welches den Enddarm und die Malpighischen Gefäße hervorgehen läßt;

3) das Entoderm, welches das Epithelium des Mitteldarmes liefert.

Diese Bildungsweise gelangt zur Beobachtung bei den niedrigeren Insekten (Lepisma), bei den Odonaten. Immerhin nimmt, wie oben gesagt wurde, bei der Mehrzahl der Insekten (besonders bei den höheren Typen) das Darmepithel seinen Ursprung von einer Wucherung, welche in am Grunde von Stomodaeum bzw. Proctodaeum gelegenen Einsackungen ihren Sitz hat. Die Gesamtheit des Darmepithels ist in diesem letzteren Falle ektodermalen Ursprungs. Die Darmmuskulatur entstammt, wie es in dem Tierreiche die Regel, aus dem Mesoderm.

Nervensystem[1]. Das Zentralnervensystem (Gehirn und Ganglienkette) entwickelt sich gänzlich auf Kosten der beiden schon erwähnten ektodermalen Streifen oder Primitivwülste. Indem diese Wülste sich differenzieren und in der Medianlinie verschmelzen, bilden sie sowohl das oberhalb des Stomodaeum und des Pharynx gelegene Gehirn, als auch die unterhalb gelegene Bauchkette. An ihrem vorderen oder Gehirnende teilen sich die erweiterten und außen eingebogenen Wülste in 3 Lappen, welche 3 Ganglien entsprechen: der protocerebrale oder optische Lappen; der deutocerebrale oder antennale Lappen; der tritocerebrale Lappen, welcher das Labrum innerviert.

Die Außenpartie des protocerebralen Lappens verdickt sich und trennt sich in zwei Schichten: eine oberflächliche und eine tiefere. Die oberflächliche Schicht, welche mit der Augenanlage verwächst, bildet die subretinalen Fasern. Die tiefere Schicht läßt das eigentliche optische Ganglion hervorgehen (Zellen und Fibrillen), ferner die das optische Ganglion mit dem Gehirn verbindenden Fasern. Die Innenpartie des protocerebralen Lappens, mit derjenigen der anderen Seite durch einen dicken Strang vereinigt, bildet das eigentliche Gehirn (Gehirnlappen, Corpora pedunculata, Brücke der Gehirnlappen.

Die beiden deutocerebralen Lappen vereinigen sich längs der Medianlinie durch eine supraösophageale, die beiden tritocerebralen Lappen durch eine infraösophageale Kommissur. Die Bauchkette entwickelt sich auf Kosten der aboralen Partie der Primitivwülste. Entsprechend jedem Einzelsegment bildet der Primitivwulst eine Anschwellung (Ganglion), welche sich mit derjenigen von der entgegengesetzten Körperseite durch einen in der Regel doppelten Strang vereinigt. Die longitudinalen Verbindungsstrecken, zunächst noch sehr kurz, sind während der Embryonalphase von Ganglienzellen bekleidet, wie der übrige Rest des Streifens.

Die Bauchkette zeigt bei Mantis auf dem Embryonalstadium 15 unterscheidbare Ganglien: 3 postorale Kopfganglien (mandibulares, maxillares und labiales), welche zusammen das infraösophageale Ganglion bilden, 3 thorakale und 9 abdominale.

1) Nach Viallanes, „Développ. de la Mante religieuse" (1891).

Die Nervenzellen entstammen nicht direkt den ektodermalen. Aus dem Ektoderm differenzieren sich zunächst gewisse große Zellen von eigenartigem Gepräge (cell. gangliogènes de VIALLANES). Sie lassen die Ganglienzellen hervorgehen, sterben dann ab und verschwinden. Die Ganglienzellen ihrerseits, nachdem sie sich durch sukzessive Teilungen vermehrt haben, lassen jene fibrilläre oder punktierte Substanz hervorgehen, welche allgemein nach innen zu gelegen ist. Die Nerven treten aus den Nervenzentren in Gestalt von an ihren Enden abgerundeten Knospen aus; sie wachsen von ihrem Mittelpunkte aus gegen die Peripherie zu und erstrecken sich gegen die Partien, wo sie endigen sollen.

Die Ganglien des supraintestinalen Systems entwickeln sich auf Kosten der Rückenwand des Stomodaeums. Der zurücklaufende Nerv vereinigt sie miteinander. Das erste dieser Ganglien (G. frontale) vereinigt sich mit den tritocerebralen Lappen vermittelst zweier ursprünglich sehr kurzer Wurzelstücke. Auch stellt sich beim Embryo der Gesamtkomplex von G. frontale mit seinen beiden Wurzeln genau unter demselben Bilde dar, wie es bei den Myriapoden unter der Bezeichnung der stomatogastrischen Brücke beschrieben wird.

Die Augen der Insekten sind ektodermale Bildungen. Sie entstehen aus Verdickungen (Differenzierungen) des Hypoderms, die erst sekundär mit dem Augenteil des Gehirns (Ganglion opticum) in Verbindung treten. Bei den metabolen Insekten entwickeln sich die zusammengesetzten Augen erst bei der Nymphe.

JOHANSEN (1893) hat für Vanessa urticae folgende Tatsachen nachgewiesen:

Die Entwicklung der Nymphe nimmt vom Aufhängen der Raupe an bis zum Ausschlüpfen des Schmetterlings — je nach der Temperatur — 9 bis 14 Tage in Anspruch.

Sechs Stunden nach Beginn des Aufhängens der Raupe lösen sich die Elemente der Ocelli von der Haut ab und legen sich, in die Tiefe wandernd, an die Oberfläche des Ganglion opticum.

Die durch das Ausweichen der Ocelli entstandene Lücke wird durch Zusammendrängen der benachbarten Zellen bald ausgefüllt und eine kontinuierliche Epidermis ist wiederhergestellt. Jene Zellenlage (Epidermis), aus welcher das Komplexauge sich jetzt bilden soll, ist zuerst einschichtig. Jedoch sind die Zellen sehr hoch und, da ihre Kerne auf verschiedene Höhen gestellt sind, so machen sie manchmal (z. B. auf etwas dicken Schnitten) den Eindruck eines mehrschichtigen Epithels.

Die Zellen der Augenanlage sind gegen die Oberfläche breiter, in der Tiefe dagegen mehr schmal und länglich. Durch ihre Basalteile, welche sohlenartig verbreitert und auf eine Linie gestellt sind, wird die Limitans sezerniert.

Bei der 15–18 Stunden alten Nymphe fangen die Zellen an sich zu differenzieren. Die distalwärts gelegenen Kerne können offenbar den künftigen SEMPERschen Zellen zugeschrieben werden, während die proximal gestellten den Retinulae angehören. Die SEMPERschen Zellen, welche anfänglich die ganze Höhe des Epithels durchziehen, bilden sich von dieser Zeit an in ihrem tieferen Teil zurück. Ihre oberflächliche den Kern führende Partie wird demnach allein erhalten und weiter ausgebildet. Bei der 49 Stunden alten Nymphe

fangen die Kristallkegel an, sich als rundliche, etwas stärker lichtbrechende Körper, im Innern jener Zellen zu zeigen.

Von dieser Zeit ab sind die Sehzellen gruppenweise angeordnet. Jene Gruppen, welche von spindelförmiger Gestalt und durch das ganze Epithel in regelmäßigen Abständen gestellt sind, entsprechen den künftigen Ommatidien, während die zwischenliegenden Elemente als Pigmentzellen I. und II. Ordnung zu betrachten sind.

Erst bei der $3^1/_2$ Tage alten Nymphe fangen die Corneulae an sezerniert zu werden. Diese Häute werden nicht, wie bei den Krustentieren, von besonderen corneagenen Zellen gebildet, sondern von der oberen Partie der Semperschen Zellen schichtenweise abgelagert.

Dieser letzte Satz ist von Kirchhoffer (1910) dahin korrigiert worden, daß bei Dermestes vulpinus, Coleopt.), nicht nur die Semperschen Zellen, sondern auch die Pigmentzellen I. und II. Ordnung an der Hornhautbildung beteiligt sind. Ueberhaupt nehmen alle Zellen, deren eine Fläche nach außen gerichtet ist, an jeder Bildung Anteil. Dies ist nämlich für die Pigmentzellen I und II in den Anfangsstadien der Fall, während dieselben Elemente nachträglich von den Semperschen Zellen nach unten zurückgedrängt werden.

Was die Herkunft des Pigments betrifft, ist von Pankrath (1890) gezeigt worden, daß jene Substanz nicht in den Sehzellen neu gebildet wird, sondern von den in die Tiefe gewanderten Ocelli geliefert wird. Man sieht nämlich die in der Nähe des Ganglion opticum angehäuften Pigmentkörner längs der in Bildung begriffenen subretinalen Nervenfasern wandern und durch die Limitans in die Augenzellen eindringen. Nach Johansen sollen bei diesen Wanderungen die Phagocyten eine Rolle spielen, während von Kirchhoffer eine solche Tätigkeit in Abrede gestellt wird.

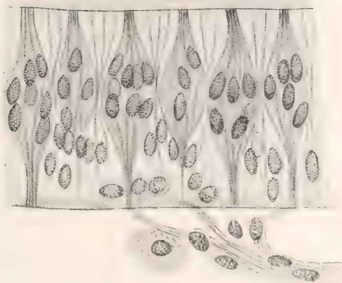


Fig. 110. **Saturnia Pernyi** (jüngere Nymphe). Vertikalschnitt durch die Augenanlage. Vergr. 710 : 1. Nach einer Zeichnung von N. Popoff.

Nebenstehende Figur, welche einer jungen Nymphe von Saturnia Pernyi, (Bombycide) entnommen ist, zeigt die erste Gruppierung der Sehzellen (künftige Ommatidien) aufs deutlichste. Die Bildung der Corneulae hat, wie aus der Zeichnung erhellt, zurzeit noch nicht angefangen. Die Aehnlichkeit jener spindelförmigen Zellengruppen mit anderen Sinnesknospen (Geruchsknospen der Insekten, Geschmacksknospen der Wirbeltiere usw.) ist in dem angeführten Stadium besonders augenfällig.

Nachdem die Sehzellen sich durch ihre zentripetal gerichteten Nervenendigungen schon als echte Neuroepithelien gezeigt haben (siehe

3. Lieferung, S. 480), wird dieser wichtige Satz auch durch die Entwicklung des Auges vollkommen bewiesen und bestätigt.

Die Muskeln sowie das Bindegewebe sind mesodermale Bildungen. Den gleichen Ursprung besitzt auch der Fettkörper. Bei Hydrophilus geht ein dorsales über den Darm verlaufendes Fettkörperband durch direkte Umwandlung der Wand der Cölomsäckchen hervor. Aber auch für die übrigen Teile des Fettkörpers, beispielsweise für die das Tracheensystem begleitenden Fettkörperlappen, läßt sich der mesodermale Ursprung unzweifelhaft nachweisen (Korschelt und Heider, 1890). Jedoch wird von einigen Autoren (Korotneff, Schäffer usw.) der Fettkörper auf Wucherungen der Tracheenmatrix und zum Teil der Epidermis zurückgeführt.

Das Herz entsteht aus zwei seitlichen, anfänglich weit voneinander getrennten Reihen von Mesodermzellen. Jede Reihe wird, indem ihre Zellen muskulöse Ausläufer entsenden, zu einer Halbrinne. Beide Halbrinnen rücken einander entgegen, um sich später in der dorsalen Mittellinie zu dem Herzrohre zu vereinigen.

Die Geschlechtszellen werden frühzeitig differenziert. Bei Chironomus (Balbiani 1882—85) erkennt man dieselben am ersten Anfang der Dotterfurchung als 2 große Zellen, welche am hinteren Pol des Eies, zwischen Dotter und Chorion gestellt und sich 2mal teilend, zu 8 gruppiert sind. Wenn einige Zeit darauf das Blastoderm gebildet ist, lagern sich jene Zellen an der Unterfläche desselben auf (stets am Hinterpol). Später, wenn die Proctodäaleinstülpung sich zeigt, wird die Genitalanlage durch den Hinterdarm in 2 Hälften geteilt. Bei der frisch ausgeschlüpften Larve sind die Genitalanlagen im 9. Ring auf beiden Seiten des Darmes erkennbar.

Bei Blatta (Heymons 1895) erscheinen die Geschlechtszellen nach dem Blastoderm, an dessen Unterfläche. Später, wenn das Ektoderm sich von hinten her einstülpt, lösen sich die Geschlechtszellen ab und verstreuen sich in der Wand des Cöloms unter den eben gebildeten Mesodermelementen. Wenn einige Zeit darauf die Cölomsäcke sich abgeschnürt haben, so zeigen die Geschlechtsanlagen eine metamerische Anordnung. Es sind nämlich (bei Blatta) die Segmente 3—7, welche jene Bildungen aufweisen. Die durch ihre Größe kenntlichen Geschlechtszellen finden sich bald im Innern der Säcke, bald in deren Wandung, zwischen den Mesodermelementen da und dort zerstreut. Die einzelnen Anlagen werden jedoch meist vor dem Ausschlüpfen der Larve jederseits in einem Organ vereinigt.

Ovidukt und Vas deferens bilden sich vom Mesoderm in Form von 2 zelligen Strängen, welche sich nach und nach von den Cölomwandungen ablösen. Diese Stränge, welche von Anfang an die Geschlechtszellen aufnehmen, werden nach vorn und hinten verlängert. Der vordere Teil wird dazu benützt, die zellige Bedeckung der Ei- und Hodenröhren zu bilden, während der hintere sich in Eileiter und Vas deferens umwandelt. Ferner entstehen 2 ektodermale Knospen, welche den vorigen entgegenwachsend, beim ♀ Scheide und Spermatheca, beim ♂ den Ductus ejaculatorius samt den accessorischen Drüsen abgeben. Jene Knospen, welche ursprünglich doppelte Anlagen aufweisen, werden nachträglich im Gebiet der Scheide (resp. des Ductus ejaculatorius) zu einem median liegenden einzigen Kanal vereinigt. Eine Ausnahme bilden nur die Ephemeren, welche 2 ge-

trennte Geschlechtskanäle besitzen, ferner die Ohrwürmer (Forficulidae), bei welchen einer der Kanäle verkümmert, während der andere allein erhalten bleibt.

Zusammenfassend können die verschiedenen Organe und Organsysteme nach ihrem Ursprung, wie folgt, eingeteilt werden.

Aus dem Ektoderm bilden sich:

1. das ganze Integument samt den Chitinbedeckungen und den inneren Chitinfalten (Tentorium, Furcae des Thorax),
2. die Oenocyten (?),
3. das Nervensystem,
4. die Sinneszellen,
5. die Tracheen und Hautdrüsen,
6. der Vorder- und Hinterdarm (manchmal der ganze Darm) und die dazu gehörenden Drüsen,
7. die Vagina, die Spermatheca, der Ductus ejaculatorius, die accessorischen Genitaldrüsen,
8. bei vielen Insekten die Geschlechtszellen (später dem Mesoderm einverleibt).

Aus dem Entoderm bilden sich:

bei einigen Insekten (Lepismen, Odonaten) das Epithel des Mitteldarms.

Aus dem Mesoderm bildet sich:

1. die Muskeln,
2. das Herz,
3. das Fettgewebe, die Pericardialzellen, die Milzorgane, die Blutzellen (Lymphocyten),
4. zum Teil die Genitalstränge (Ovidukt und Vas deferens),
5. die sog. Peritonealhüllen der Bauchhöhle und der Eingeweide.

Aus dem in Furchung begriffenen Dotter bilden sich bei vielen Insekten die Geschlechtszellen.

XVII. Parthenogenesis, Zyklische Fortpflanzung, Paedogenesis, Polyembryonie.

Parthenogenesis kommt bei vielen Insekten, und zwar besonders häufig bei den Pflanzenläusen unter den Rhynchoten, bei vielen Hymenopteren, Lepidopteren und einigen Orthopteren vor, doch auch hier höchst wahrscheinlich nirgends als ausschließliche Fortpflanzungsweise, sondern nur abwechselnd mit der Fortpflanzung durch befruchtete Eier.

Bei den in Staaten zusammenlebenden Hymenopteren (Bienen und Wespen) gehen aus den unbefruchteten Eiern ausschließlich die Männchen hervor. (Dzierzon 1848, v. Siebold 1856, Petrunkewitsch 1901). Dasselbe findet bei Polistes und Nematus statt.

Bei der Geschlechtsbestimmung der Biene tritt, wie es scheint, infolge einer Gesichts- oder Tastwahrnehmung, ein besonderer Automatismus in Aktion. Hat nämlich die Bienenkönigin beim Eierlegen eine weite (für eine Drohne bestimmte) Zelle vor sich, so bleibt, infolge einer automatischen Muskelkontraktion, der Spincter der Sperma-

theca geschlossen, eine Befruchtung des vorbeigleitenden Eies findet nicht statt. Hat dagegen die Königin eine kleine (für eine Arbeiterin bestimmte) Zelle vor sich, so öffnet sich der Sphincter, durch die austretenden Spermien wird das Ei befruchet. Um aus dem befruchteten Ei ein fruchtbares ♀ (Königin) hervorgehen zu lassen, muß bekanntlich die junge Larve mit einem besonderen, von den Arbeiterinnen bereiteten Königinnen-Futterbrei ernährt werden. Unter natürlichen Verhältnissen werden gewöhnlich die befruchteten (weiblich bestimmten) Eier zuerst, die parthenogenetischen (männlich bestimmten) zuletzt abgelegt.

Für andere Hymenopteren (Chalicodoma muraria, Osmia tricornis usw.) ist von Fabre bewiesen worden, daß das Geschlecht des künftigen Tieres nicht nur nach der Größe der Zelle, sondern hauptsächlich nach dem in derselben aufgespeicherten Nahrungsvorrat, ganz regelmäßig bestimmt ist. In den größeren, reichlich mit Proviant versehenen Zellen werden weibliche Eier, in den kleineren, kümmerlich verproviantierten Alveolen männliche abgelegt.

Aehnliche Beobachtungen sind auch an Schmarotzern (Ichneumoniden) gemacht worden. Werden z. B. einer Pimpla zur Zeit des Eierlegens große Raupen (Sphinx ligustri, Saturnia pyri) angeboten, so werden in denselben ausschließlich weibliche Eier abgelegt. Hat dagegen die eierlegende Pimpla nur kleine Raupen (Pieris, Vanessa usw.) vor sich, so sind die ausschlüpfenden Wespen größtenteils oder manchmal ausschließlich männlich. (Nach Chewirew, 1913.)

Bei den Cynipiden, wo Männchen nur von Zeit zu Zeit und in spärlicher Zahl erscheinen, sind mehrere Generationen ausschließlich weiblich. Ebenso bei gewissen Phasmiden, wo acht Jahre lang weibliche Generationen beobachtet worden sind, bis endlich Männchen auftraten (Pantel et de Sinéty 1908).

Das ♂ einiger Coleopteren (Otiorhynchus turca, Bromius vitis) ist gegenwärtig noch völlig unbekannt.

Bei den Aphiden folgen im Sommer mehrere Generationen sich parthenogenetisch fortpflanzender, lebendig-gebärender, meist ungeflügelter Weibchen aufeinander. Die letzte vivipare Sommergeneration aber erzeugt geflügelte Männchen und entweder geflügelte oder ungeflügelte Weibchen, deren befruchtete Eier überwintern. Aus diesen letzteren geht dann wieder die erste Sommergeneration parthenogenetisch sich fortpflanzender Weibchen hervor. Aehnlich ist der Fortpflanzungszyklus von Phylloxera mit dem Unterschied, daß alle Generationen flügellos sind, mit Ausnahme derjenigen, aus deren Eiern die geschlechtliche Generation (Männchen und Weibchen) hervorgeht. Phylloxera ist nicht lebendig-gebärend.

Sehr eigentümlich sind die Fortpflanzungsverhältnisse von Chermes abietis, der Fichtenlaus, von welcher die Männchen noch nicht gar lange bekannt sind[1]. Eine ungeflügelte Generation (I) überwintert auf der Fichte und legt im Frühjahr unbefruchtete Eier, aus denen eine zweite geflügelte Generation (II) von Weibchen hervorgeht. Ein Teil dieser Weibchen wandert von der Fichte auf die Lärche über. Aus ihren

1) Neuere Arbeiten von Cholodkowsky und Börner.

unbefruchteten Eiern geht eine dritte ungeflügelte Generation (III) von Weibchen hervor, welche auf der Lärche überwintert und im Frühling des zweiten Jahres unbefruchtete Eier legt, aus denen eine vierte geflügelte Generation (IV) von Weibchen hervorgeht. Diese fliegen auf die Fichte zurück, aus ihren unbefruchteten Eiern entwickelt sich eine fünfte Generation (V) von ungeflügelten Männchen und Weibchen. Die aus den befruchteten Eiern dieser Generation hervorgehende sechste Generation (VI) entspricht wieder der überwinternden ersten Generation von Weibchen, von der wir ausgegangen sind. — Von der zweiten, geflügelten Generation von Weibchen (II) war aber ein Teil auf der Fichte zurückgeblieben. Aus den unbefruchteten Eiern dieser auf der Fichte zurückgebliebenen Weibchen entsteht eine ungeflügelte Generation von Weibchen, auf diese folgt dann wieder eine geflügelte Sommergeneration usw. — Es wechseln also in dieser Parallelreihe von Generationen auf der Fichte zurückbleibender Chermesindividuen jährlich zwei Generationen von Weibchen ab, eine geflügelte und eine ungeflügelte, die sich aber beide parthenogenetisch fortpflanzen. Es ist nun wahrscheinlich, daß in dieser Parallelreihe die Generationen sich nicht in infinitum parthenogenetisch fortpflanzen, daß vielmehr die Parallelreihe früher oder später wieder in die Stammreihe zurückschlägt, so daß dann wieder einmal eine Generation von Männchen und Weibchen auftritt. Die einzelnen Generationen weichen in ihrer äußeren Gestalt nicht unbedeutend voneinander ab, auch abgesehen von dem abwechselnden Fehlen oder Vorkommen von Flügeln (Blochmann 1889).

Die Aphiden lieferten uns ein Beispiel einer solchen zyklischen Fortpflanzung (Heterogonie), bei welcher die parthenogenetisch sich fortpflanzenden Weibchen lebendig-gebärend sind. Es entwickeln sich hier die unbefruchteten Eier schon im Innern des mütterlichen Körpers.

Eine ähnliche Erscheinung kommt nun auch bei Dipteren (Cecidomyia) vor, doch wird hier das dem Ovarium entsprechende Keimorgan der parthenogenetisch sich fortpflanzenden Generation von Weibchen schon sehr frühzeitig, nämlich auf dem Larvenstadium, reif. Die unbefruchteten Eier entwickeln sich auch hier im Innern des Larvenkörpers, so daß also in dem Fortpflanzungszyklus von Cecidomyia eine imaginale, sich geschlechtlich durch befruchtete Eier fortpflanzende Generation mit mehreren Generationen von parthenogenetisch sich fortpflanzenden viviparen Larven abwechselt. Diese spezielle Art der Heterogonie nennt man Paedogenesis. Auch bei einer Chironomusart kann gelegentlich schon die Puppe Eier legen, die sich ganz in derselben Weise entwickeln, wie die befruchteten Eier der Imago (Nicolas Wagner 1862, Meinert 1864, Pagenstecher 1864, Metchnikoff 1866, Grimm 1870).

Seitdem ist auch bei einem Käfer (Micromalthus debilis Conte, fam. Lymexilidae) ein Fall von Pädogenese entdeckt worden.

Die pädogenetische Larve (von Herbert S. Barber 1913 in Michigan beobachtet) ist ein wurmförmiges, fußloses Wesen, bockkäferartig (cerambycoid), beinahe ohne jegliche Segmentation. Diese in faulendem Holze lebende Larve bringt eine Reihe von Larven hervor, von laufkäferartigem Aussehen (caraboid) und mit völlig ausgebildeten Füßen, welche einen zweiklauigen Tarsus besitzen.

Bezeichnen wir die caraboide Larve mit der Ziffer I, die cerambycoide mit der Ziffer II.

Die Larve I, welche auf pädogenetischem Wege entstanden ist, wächst heran und läßt bald die cerambycoide oder Larvenform II hervorgehen.

Die Larvenformen II verbringen den Sommer in einer Kammerabteilung und verteilen sich auf drei Stammlinien: die einen verpuppen sich und bringen anscheinend ausschließlich weibliche Imagines hervor. Die anderen, bei denen die Ovarien schon in Gestalt zweier weißlicher, länglicher Körper jederseits des Verdauungsrohres sichtbar sind, häuten sich und liefern die pädogenetische Form, aus welcher wiederum die Larve I hervorgehen wird.

Gewisse Individuen endlich, anstatt bewegliche Larven zu liefern, stoßen ein einziges Ei von erheblicher Größe aus, welches eine fußlose „curculionoide" Larve hervorgehen läßt. Diese verzehrt den mütterlichen Organismus, wächst rasch heran, häutet sich zu einer anderen Form mit kurzen, dreigliedrigen Füßen (praepupa), verpuppt sich, um endlich, wie es scheint, ausschließlich Imagines hervorgehen zu lassen.

Es erübrigt sich nun, zu erfahren, welches die aus der Begattung der Imagines resultierenden Produkte sind und was ihr Schicksal ist; über diese liegen zurzeit noch keine Beobachtungen vor.

Der Entwickelungszyklus von Micromalthus bedeutet somit eine doppelte Pädogenese, plurivivipar für die weibliche Stammlinie, univivipar für die männliche Linie, mit in jedem dieser Fälle sehr verschiedenartig gestalteten Larvenformen. (Nach einem Auszug von P. de Peyerimhoff, Bull. Soc. Ent. France, 1913.)

Sehr eigentümlich ist der Generationswechsel mancher Cynipiden, indem eine parthenogenetische Form mit einer geschlechtlichen regelmäßig alterniert. So verschieden sind die Individuen beider Generationen, daß sie früher in getrennten Gattungen untergebracht wurden. Folgende Tabelle gibt einige Beispiele an (Adler 1880):

parthenogenetische	geschlechtliche Form
Neuroterus fumipennis	Spathegaster tricolor
Dryophanta scutellaris	Spathegaster Taschenbergi
Biorhiza aptera	Biorhiza pallida
Biorhiza renum	Trigonaspis crustalis

Andere Cynipiden stellen zwei geschlechtlich verschiedene Formen dar. In diese Klasse gehören Cynips calicis und Andricus cerris, welche sich auf zwei verschiedenen Eichen (Quercus pedunculata und Q. cerris) entwickeln und regelmäßig alternieren (Beijerinck 1896).

In allen den angeführten Fällen sind nicht nur die Insekten, sondern auch die Gallen für beide Generationen verschieden geformt.

Polyembryonie. Man nennt Polyembryonie das Vermögen des Eies, sich im Stadium der Furchung selbständig in mehrere Keime zu teilen. Diese seltsame Erscheinung wird bei gewissen parasitischen Hymenopteren (Encyrtus, Polygnotus, Litomastix) beobachtet und kann für dieselben als normaler Entwickelungsmodus betrachtet werden. Bei Encyrtus fuscicollis z. B., einem Schmarotzer der

Hyponomeuta-Raupen, kann ein einziges Ei 60—100 Embryonen erzeugen, welche (in der 1. Phase) im Innern der Raupe in einer Kette gruppiert sind. Die Teilung tritt im Stadium der Morula auf, wenn der Beginn des Frühlings eine bessere Ernährung und einen regeren Saftaustausch mit sich bringt. — Bei Polygnotus minutus, einem Schmarotzer, welcher im Magen von Cecidomyia-Larven beobachtet wird, können aus einem Ei 10—12 Embryonen entstehen (Marchal 1908).

Eine interessante Tatsache ist die, daß alle durch Polyembryonie gebildeten, d. h. aus einem Ei entstandenen Embryonen stets einem Geschlecht angehören (♂ oder ♀), ein Beweis dafür, daß zu der Zeit, in welcher die Teilung erfolgte, das Geschlecht bereits bestimmt war. Bekanntlich ist für die einer Befruchtung bedürfenden Eier die Bestimmung der Geschlechter im Momente der Befruchtung definitiv entschieden.

Zwar haben einzelne Autoren (Landois 1867, Mary Treat 1873, Gentry 1873) die Behauptung aufgestellt, daß das Geschlecht durch eine Aenderung der Nahrung usw. nachträglich beeinflußt werden kann. So sollen z. B. schlecht genährte Raupen eine größere Anzahl ♂, wohlgenährte eine größere Anzahl ♀ ergeben. Die Sache kann aber dadurch erklärt werden, daß die ♀ für ihre Entwickelung einer kräftigeren Nahrung als die ♂ bedürfen und so bei dem Hungerexperimente frühzeitig[1]) zugrunde gehen.

Was die Bedeutung der Polyembryonie angeht, so liegt es auf der Hand, daß die Vermehrung jener Schmarotzer durch ein solches Verhalten in hohem Grade begünstigt wird[2]).

XVIII. Metamorphose.

Beim Verlassen des Eies erscheint das Insekt als eine Larve, die von dem definitiven Zustand mehr oder weniger verschieden ist, je nachdem es sich um eine Art mit vollständiger oder mit unvollständiger Verwandlung handelt. Die Larve charakterisiert sich schon deutlich als Insekt mit ihrem segmentierten Körper, den Antennen und Mundteilen, den Beinen, dem Rückengefäß, dem Darmkanal und seinen Drüsen, dem Nerven-, Muskel- und Tracheensystem. Die Larven der Hexapoden haben im Zeitpunkt der Geburt einen unvergleichlich höheren Grad der Entwickelung erreicht als andere Invertebraten-Larven. Immerhin fehlen ihnen die Flügel, die Geschlechtsorgane, die Facettenaugen, oft die Antennen. Die Veränderungen, denen diese Larven unterliegen, bis der Imagozustand erreicht ist, sind außerordentlich mannigfaltiger Art und sind in erster Linie bedingt durch: 1) den Grad der Entwickelung im Zeitpunkt der Geburt, 2) die Lebensweise der Larve, 3) den Grad der Spezialisierung der Imago.

1. Die Apterygoten, deren Flügellosigkeit primär und nicht durch sekundäre Atrophie erworben ist, nähern sich mehr als alle andern der gemeinsamen Stammform, von der die Insekten ausgegangen sind.

1) Cfr. Standfuss, Handbuch der Paläont. (G. Schmitt), p. 194 u. 195.

2) Eine im kleineren Maßstab stattfindende Polyembryonie wird bei einem Säugetiere aus der südamerikanischen Gürteltier-Gattung Tatusia (Dasypus, Mulita) normal, und selbst beim Menschen (echte Zwillinge) manchmal beobachtet.

Hier besteht kein wesentlicher Unterschied zwischen Larve und Imago. Die Larve, beim Verlassen des Eies dem fertigen Insekt schon ähnlich, geht in dieses über durch einfaches Wachstum und die allmähliche Ausbildung der Geschlechtsorgane. Wie alle Insekten muß sie eine Reihe von Häutungen durchmachen. Diese sind die Vorbedingung für das Wachstum der Tiere, da die Ausdehnungsfähigkeit des Exoskeletts eine beschränkte ist. Junge und erwachsene Formen haben hier die gleiche Lebensweise auf dem Erdboden. Dies ist die Entwickelung ohne Metamorphose, die Ametabolie.

2. Orthopteren, Termiten, Pseudoneuropteren, Thysanopteren, Rhynchoten. Die Form der Larve im Zeitpunkt der Geburt ist schon ungefähr die des fertigen Insekts und ihre Lebensweise ist eine ähnliche. Sie entwickeln allmählich Flügel, welche von Anbeginn eine äußerliche Lage haben und gehen durch eine Reihe von Häutungen allmählich in die Imagoform über: progressive Metamorphose.

Die Cicaden zeigen ein vom Typus dieser Gruppe etwas abweichendes Verhalten, indem ihre Larven unter der Erde auf Wurzeln leben, wozu das 1. Beinpaar maulwurfsgrillenartig zu massiven Grabbeinen umgestaltet ist. Der Uebergang zum Imagostadium, die letzte Häutung, bedingt hier eine länger dauernde Unbeweglichkeit. (Angeblich 17 Jahre bei der amerikanischen Cicada septemdecim!)

Die Termiten, welche am Ende der Larvenperiode aus einem pilzfressenden in ein holzfressendes Stadium überzugehen haben, erleiden in diesem Zeitpunkt eine längere Immobilisierung (Ruhestadium), während welcher die Häutung des Darmkanals vollzogen wird. Die Termite (Termes obscuriceps, Horni usw.) erscheint während dieser Zeit einwärts gebeugt, mit den Fühlern und Beinen nach hinten gestreckt und beinahe durchsichtig. Beim Verlassen des Eies ist die Form der jungen Termite der adulten ähnlich. Immerhin haben die Fühler erst 10—11 Glieder, deren Zahl sich in der Folge durch mehrmals wiederholte Teilung des 3. Gliedes vermehrt. Bei einigen Termitenlarven (Calotermes rugosus von Brasilien, dilatatus von Ceylon) findet man im Zeitpunkt der Geburt Erweiterungen der Thoraxsegmente, welche an die Form der Blattiden erinnern. Diese Erweiterungen verschwinden bei der ersten Häutung. Die jungen Larven des Arrhinotermes flavus von Ceylon tragen Flügelrudimente am Pronotum (!).

Manche Rhynchoten (Cimex, Blattläuse ♀, Cocciden ♀), sind völlig flügellos, ebenso unter den Orthopteren gewisse Blattiden und Phasmiden, ferner die Arbeiter und Soldaten der Termiten, die Mallophagen, Läuse, Flöhe, Nycteribien. Dies Fehlen der Flügel ist nicht wie bei Apterygoten ein ursprünglicher Zustand, sondern durch Anpassung an besondere Lebensweise erworben. Die Larve dieser Formen, die keine Flügel auszubilden hat, zeigt einen bedeutend vereinfachten Entwickelungsgang. Indessen ist dies nur eine erworbene Ametabolie, die prinzipiell verschieden ist von der primären Ametabolie der Apterygoten.

3. Ephemeriden, Odonaten, Perliden. Die Larven leben im Wasser. Beim Uebergang vom Wasser- zum Luftleben verschwinden die Tracheenkiemen und die Stigmen öffnen sich. Die Veränderungen bedingen eine Reihe von Häutungen (nahe an 20 bei Cloëon). Die letzte Häutung, von größerer Bedeutung als die übrigen, bedingt eine mehr oder

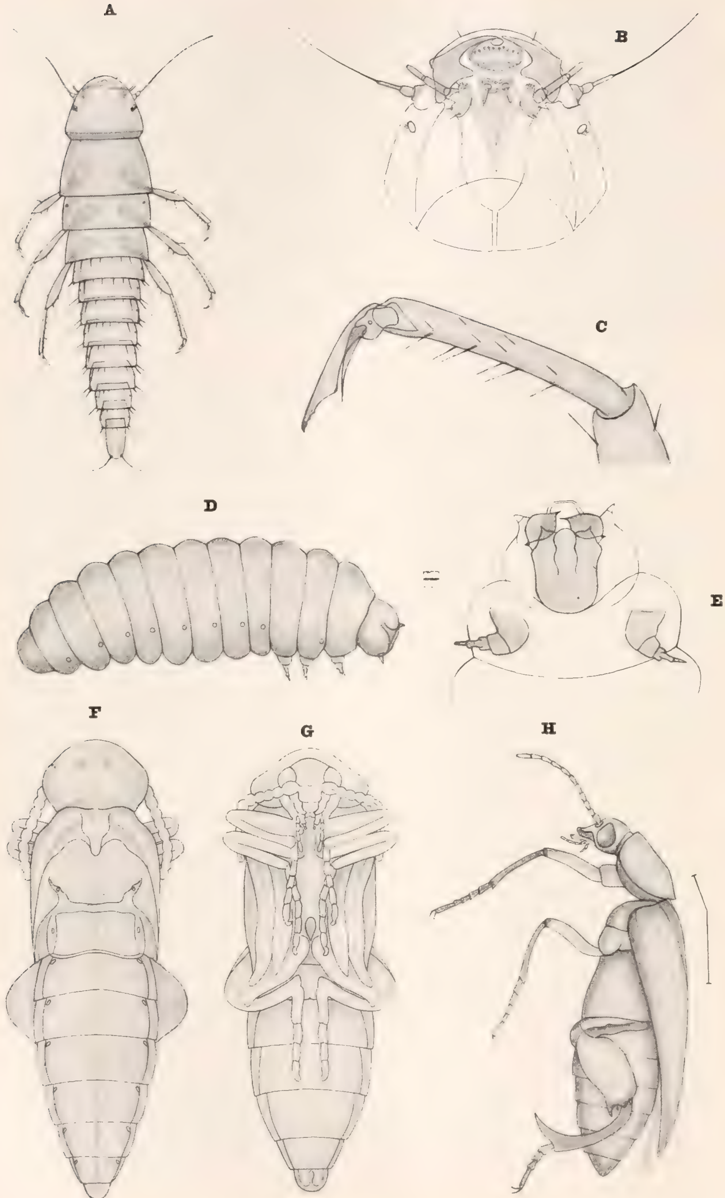


Fig. 111.

Fig. 111. **Cissites testaceus** (Vesicantia). **A** erste Larvenform (Triongulin), hier ausnahmsweise mit 2 Klauen, Vergr. 23:1. **B** Kopf derselben, Bauchseite, Vergr. 44:1. **C** Hinterfuß, Tibia und Tarsus. **D** 2. Larvenform (Länge 12 mm), Vergr. 5:1. **E** Kopf derselben, Bauchseite, Vergr. 15:1. **F** Nymphe, Rückenseite, Vergr. $2^1/_2$:1. **G** Nymphe, Bauchseite, Vergr. $2^1/_2$:1. **H** Imago ♂, Vergr. $2^1/_2$:1.

weniger lange dauernde Bewegungslosigkeit. Diese Form der Metamorphose ist eine partielle, die Hemimetabolie.

4. Neuropteren, Lepidopteren, Coleopteren, Hymenopteren, Dipteren. Diese Gruppen, die metabolen oder holometabolen Insekten, zeigen im Gegensatz zu den vorher besprochenen eine vollständige Metamorphose. Aus dem Ei erscheint eine flügellose, oft fußlose und blinde Larve, so sehr von dem fertigen Insekt verschieden, daß die Identifizierung nicht ohne weiteres möglich ist. Die Larvengestalten dieser Kategorie bieten für die phylogenetische Erklärung einige Schwierigkeit. Eine Tatsache darf indessen als wissenschaftlich feststehend gelten: Die Raupe des Schmetterlings, die Made der Fliege, der Biene, mit ihren in das Innere des Körpers invaginierten Knospen für die Flügelanlagen, stellen sicherlich keine ursprünglichen Insekten dar, sondern sekundäre Gestalten, welche im Hinblick auf ihre jeweilige Lebensweise eine Veränderung erfahren haben (Deegener).

Die Larven entwickeln unter reichlicher Ernährung ihren Fettkörper, gehen alsdann in ein Puppenstadium über, während dessen die Nahrungsaufnahme aufhört, die Beweglichkeit eine sehr geringe wird und die Metamorphose zur Imago sich vollzieht.

Die Metabola lassen 2 Larvenformen unterscheiden. Die Larven der Neuropteren, vieler Coleopteren (Carabiden, Dytisciden, Staphyliniden, Coccinelliden etc.), der Lepidopteren, Tenthrediniden, sowie der nematoceren Dipteren besitzen mehr oder weniger ausgebildete Beine, Antennen, Ocellen, Mundteile. Sie leben frei und suchen ihre Nahrung aktiv auf. Die andere Larvenform ist fußlos und blind; sie findet sich bei den Hymenopteren (außer den Tenthrediniden), den Musciden und anderen brachyceren Dipteren. Manche dieser Larven (Bienen, Wespen, Ameisen) werden von den Imagines gefüttert oder ernähren sich aus von diesen eingetragenen Vorräten (Sphex, Cerceris, Xylocopa). Andere sind Parasiten von Insekten (Ichneumoniden, Encyrtiden, Tachiniden) oder von Säugetieren und Vögeln (Gastrophiliden, Oestriden). Unter den Coleopteren haben die Buprestiden, Longicornier, viele Curculioniden ebenfalls fußlose und wenig bewegliche Larven, weit verschieden von der Larvenform der adephagen Coleopteren, deren Larvenform den adulten Formen primitiver Insekten ähnlich sieht (campodeiforme Larven).

Die Blasenkäfer (Canthariden, Meloiden) haben zwei unter sich sehr verschiedene Larvenstadien. Sitaris z. B., ein Parasit bei der Anthophora, legt ihre Eier im Freien in einem Paket ab; aus diesen geht zunächst eine sehr bewegliche, gelbe Larve mit Ocellen, Fühlern und gut entwickelten Beinen hervor, der sogenannte Triungulinus. Diesen führt sein Instinkt zur Niederlassung auf Blüten, welche die Anthophora besucht. Wenn er einer dieser Bienen habhaft werden kann, klammert der Triungulinus sich auf ihrem Rücken an den Haaren fest. Im Nest angekommen, wird er, wenn seine Trägerin ein Ei ablegt, sich

mit diesem in die Brutzelle gleiten lassen; an das Ei festgeklammert, schwimmt er mit diesem auf dem Honig, der die Zelle erfüllt. Er durchbohrt die Eischale und nimmt den Inhalt als Nahrung auf, um sich alsdann in die 2. Larvenform zu verwandeln. Immer noch mit der Eischale flottierend, häutet sich der Triungulinus, verliert Antennen, Ocellen und Beine und wird zu einer blinden Made mit kurzen Fußstummeln, die fortan sich von Honig nährt. Die 2. Larve zeigt noch die Eigentümlichkeit, daß sie vor der Verpuppung einschrumpft und eine Zeitlang in vollständiger Unbeweglichkeit verharrt. (Fabre 1857—58, Beauregard 1890). — Dieser als Hypermetamorphose bekannte Vorgang ist als eine mit dem Parasitismus zusammenhängende, regressive Metamorphose zu betrachten. Das vor der Verpuppung stattfindende Ruhestadium ist von Künckel d'Herculais (1896) trefflich als Hypnodie bezeichnet worden. Die Figuren 111 A—H, S. 576 zeigen die 1. Larvenform (Triungulinus), die 2. Larvenform, die Puppe und Imago von Cissites testaceus, einem Parasiten der großen ceylonischen Xylocopa tenuiscapa.

Die Larve der Biene, von Polistes und anderen Hymenopteren geht vor der Verpuppung durch ein Zwischenstadium, das v. Siebold Pseudonymphe oder Semipupa genannt hat (Fig. 112 B).

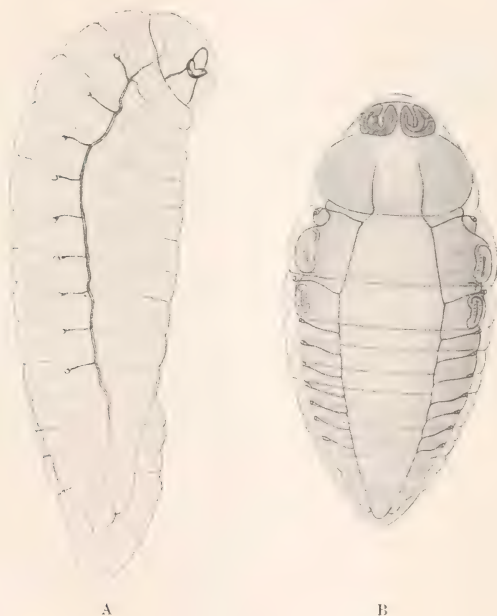


Fig. 112. **Encyrtus fuscicollis.** A Larve der 2. Phase. Länge 1—3 mm. B Larve unmittelbar vor der Bildung der Nymphe (Semipupa). Der Kopf (an den großen Augen erkennbar) bildet sich zum Teil auf Kosten des 1. Körpersegmentes der Larve.

Die Larve (Encyrtus) hat schon ihr Fach abgesondert, häutet sich alsbald und zeigt weder Füße noch äußerlich sichtbare Flügelrudimente. Der Kopf zeigt nicht die Anlage zu den Augen und Mundteilen der Imago, sondern ist noch ein richtiger Larvenkopf; hinter

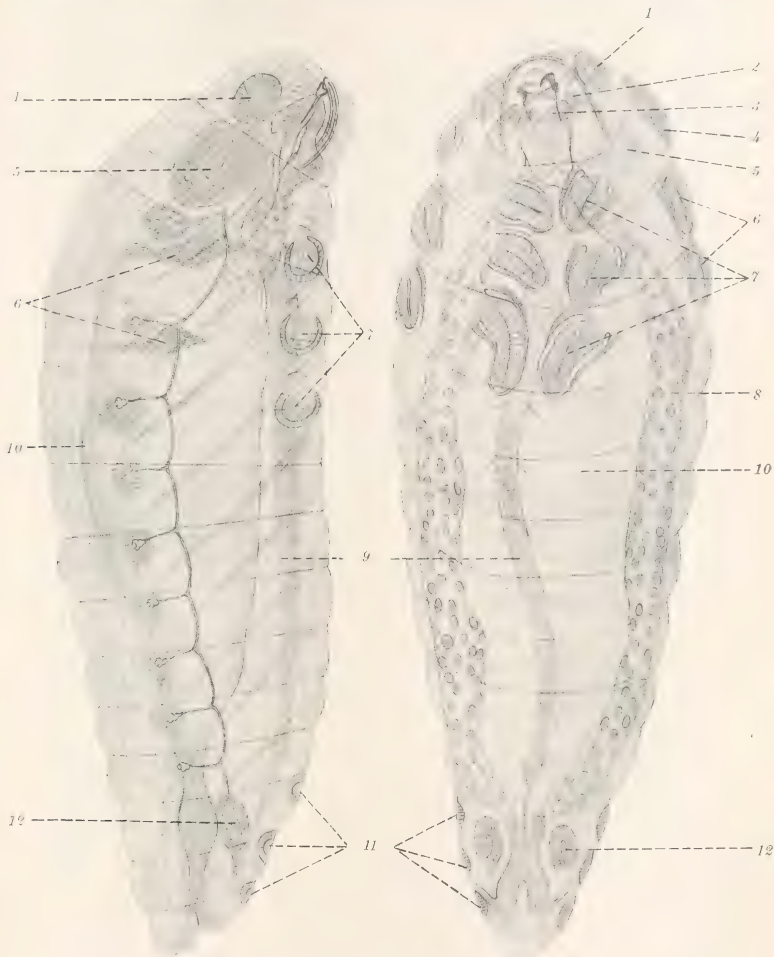


Fig. 113. **Encyrtus fuscicollis.** A Larve der 2. Phase. Osmiumsäure, verdünntes Glyzerin. Vergr. 88:1. B Aeltere Larve kurz vor der Verwandlung. Pikrokarmin, Aether, Kanadabalsam. Vergr. 88:1. *1* Fühlerknospe, *2* Maxille, *3* Unterlippe, *4* Auge, *5* Hirnganglion, *6* Knospen der Flügel, *7* Imaginalscheiben (Knospen) der Beine, *8* Seidendrüse, *9* nervöser Bauchstrang, *10* Magen, *11* Knospen der Legeröhre, *12* Anlage des Eierstocks.

diesem folgt erst ein verlängertes Stück des Rumpfes, aus welchem sich später die definitiven Formen von Kopf und Thorax entwickeln. Die gleiche Erscheinung wird bei der Larve von Rhodites (Cynipide) beobachtet; das Segment der sich entwickelnden Augen erscheint nicht am Kopf der Larve, sondern am folgenden Segment. Dadurch ist der Beweis geleistet, daß der Kopf der Imago zu dieser Zeit seine Lage im vergrößerten Thorax der Larve hat. Erst nach einer weiteren Häutung erscheinen endlich Beine, Flügel etc. auf der äußeren Oberfläche und die Pseudonymphe wird damit zur wirklichen Nymphe oder Puppe.

Einzelne parasitische Hymenopteren (Teleas, Platygaster) zeigen noch während der Entwickelung innerhalb der Eischale eine besondere erste Larvenform, cyclopoide Larve genannt, da sie in ihrer Form an die Entomostraken der Gattung Cyclops erinnert.

Die Nymphen oder Puppen sind unter sich ungleich. Die eine Form (Coleopteren, Fig. 111, Hymenopteren, Fig. 116) ist weiß, zart, von einer sehr dünnen Cuticula bedeckt und läßt alle imaginalen Anhänge (Flügel, Beine, Antenne, Mundorgane) getrennt, aber an den Körper angedrückt erkennen. Die andere, den Lepidopteren eigene Form (Chrysalide, Puppe im engeren Sinn) ist mit einer harten, meist braun gefärbten Schicht überzogen, die in flüssigem Zustand ausgeschieden im Laufe einiger Stunden in Berührung mit der Luft erhärtet und die in ihrer Form deutlich erkennbaren Anhänge in fester Lage erhält. Die Nymphe verläßt die Raupenhaut durch einen engen Spalt auf deren dorsaler Seite, und die Ränder des Spaltes verursachen durch ihren Druck ein Ausziehen der Fühler-, Bein- und Flügelscheiden und ein Anlegen derselben an den Rumpf in dessen Längsrichtung; die Flüssigkeit, die sich in diesem Moment aus den Hautdrüsen ergießt, befestigt augenblicklich die Anhänge an der Rumpfoberfläche. Man kann diesen Vorgang stören, indem man die Nymphe mit einer Pinzette erfaßt und sie im Wasser schwenkt, um das Gerinnen des Drüsensekrets zu verhindern; bei einer so behandelten Nymphe verlassen die Anhänge ihren richtigen Platz und flottieren frei in der Flüssigkeit (Réaumur, Gonin).

Bei vielen Dipteren endlich bleibt die letzte Larvenhaut erhalten, schrumpft, nimmt harte, lederartige Konsistenz und dunkle, braune bis schwarze Farbe an. Dies Gebilde, an dem keinerlei äußere Anhänge sichtbar sind, ist die Tonnenpuppe.

Viele Puppen liegen oder hängen frei (rhopalocere Lepidopteren, Sphingiden), andere liegen in Gespinnsten und Cocons (Bombyciden, Saturniden, viele Hymenopteren, z. B. Lophyrus, manche Ameisen). Gewisse Coleopteren (die palmenbewohnende Calandra) bauen einen Cocon aus Holzfasern, andere (Cetoniden, Melolonthiden) häufen in ihrem Enddarm Exkrementmassen an, mit denen sie dann eine aus Erde angefertigte Kammer innerlich glatt schmieren — Eine merkwürdige Beweglichkeit und auffallende Aktivität ist den im Wasser lebenden Culicidenpuppen (Dipteren) eigentümlich.

Die Anhänge der Imago, Flügel, Beine, Mundteile usw., die von den entsprechenden Teilen der Larve, soweit diese überhaupt vorhanden, weit verschieden sind, bilden sich nicht im Augenblick der Verwandlung auf einmal aus, sondern müssen notwendigerweise schon lange vorbereitet sein. Man weiß heute, daß die verschiedenen Anhänge im letzten Larvenstadium gebildet werden im Innern kleiner Epidermisknospen, welche in das Leibesinnere eingestülpt werden.

WEISMANN, der diese Gebilde 1864 entdeckte, hat sie ihrer Plattenform wegen als Imaginalscheiben bezeichnet (später von KÜNCKEL Histoblasten genannt). Zu ihrem Studium eignen sich am besten die fußlosen Larven (Encyrtus, Ameisen. Fig. 113—115). Um ihre Gegenwart nachzuweisen genügt es, die geöffnete Larve zu färben und in Canadabalsam aufzuhellen. Bei einzelnen Formen (Corethra) liegen die Imaginalscheiben nahe der Oberfläche, bei andern (Musciden) sind sie in die Tiefe versenkt; in diesem Falle ist die Verbindung der Knospe mit der Hypodermis schwierig nachzuweisen. Doch existiert die Verbindung unzweifelhaft als ein dünnes Filament, das von der Hypodermis nach jeder dieser Scheiben sich hinzieht. Zu jeder Scheibe gehört auch ein Tracheen- und ein Nervenstamm. Die tiefe Lage der Imaginalscheiben der Musciden hängt zusammen mit einer besonderen Eigenart der Metamorphose. Bei einer Fliege sind nämlich die Veränderungen, die im Zeitpunkt der Verwandlung sich zu vollziehen haben, viel radikaler als z. B. bei Encyrtus oder Corethra. Doch folgt die Bildung der Anhänge dem gewöhnlichen Schema. Die Scheibe nähert sich aus ihrer Tiefe mehr und mehr der Oberfläche; ihr Stiel wird hohl und durch sein Lumen tritt das ursprünglich invaginierte Glied nach außen.

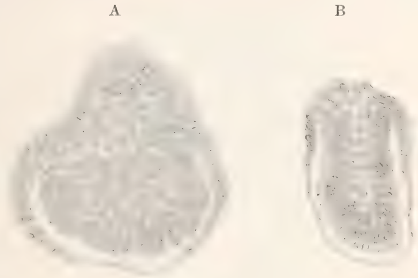


Fig. 114. **Encyrtus fuscicollis.** Aeltere Larve. A Imaginalscheibe eines Beines. B Imaginalscheibe des Hinterflügels. Vergr. 88:1.



Fig. 115. **Encyrtus fuscicollis** ♀. Knospen der Legeröhre. Vergr. 66:1. A Larve am Ende der 2. Phase. B Semipupa. Rechts die Ovarienanlagen.

Bei der Schmetterlingsraupe ist die Lage der Knospe für das Bein der Imago derart, daß Abschneiden eines Fußes der Raupe verkümmerte Entwickelung des entsprechenden imaginalen Beines zur Folge hat; d. h. die Imaginalscheibe liegt in einem gewissen Stadium teilweise im Innern des Raupenfußes. Seziert man Raupen einige Zeit vor der Verpuppung,

so wird man den Haupttracheenstämmen anhängend die Imaginalscheiben der Flügel finden, die sich durch den Reichtum ihres Tracheennetzes



Fig. 116. **Encyrtus fuscicollis** ♀. Vergr. 55:1. A und B Nymphe. C Imago.

auszeichnen (Fig. 117—119). Ebenso lassen sich die Anlagen der Mundteile, Fühler und Beine im Innern der Raupe nachweisen. Auf einer derartigen Beobachtung, die teilweise richtig, aber in gewisser Hinsicht

unrichtig gedeutet war, gründete SWAMMERDAM seine Theorie von der Präformation des Keimes (Einschachtelungstheorie, 1668). Der große holländische Naturforscher hatte aus seiner Beobachtung den Schluß gezogen, daß nicht allein der Schmetterling in der Raupe vorgebildet liege, sondern auch die kommenden Generationen in den Ovarien eingeschlossen leibhaftig vorhanden seien.

Die Anhänge, zuerst nach innen gerichtet, werden im Zeitpunkt der Verpuppung nach außen umgestülpt, evaginiert.

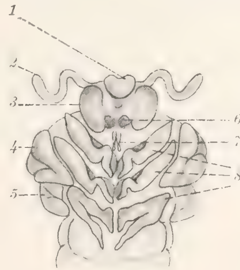


Fig. 118.

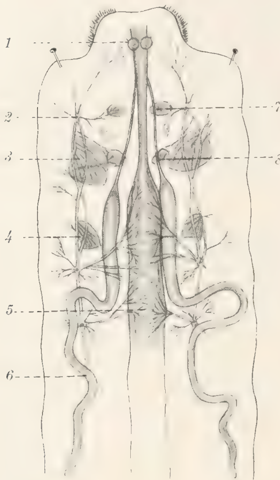


Fig. 117.

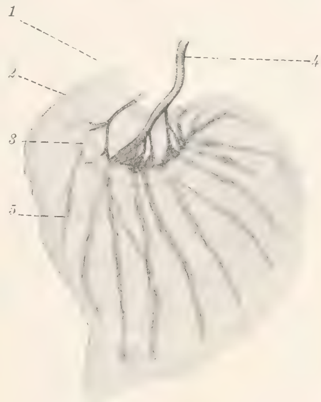


Fig. 119.

Fig. 117. Erwachsene Raupe von **Pieris brassicae** von der Rückenseite geöffnet. *1* Cerebralganglien, *2* erstes Stigmenpaar, *3* Knospe des Vorderflügels, *4* Knospe des Hinterflügels, *5* Magen, *6* Spinndrüsen, *7* Knospe des vorderen Beines, *8* Knospe des mittleren Beines. Die Knospe des hinteren Beines ist unter der Spinndrüse versteckt. (Nach GONIN).

Fig. 118. Raupe von **Pieris brassicae.** Die äußere Cuticula ist einige Minuten vor der Puppenbildung entfernt worden. *1* Helm, *2* Fühler, *3* Auge, *4* Vorderflügel, *5* Hinterflügel, *6* Rüssel (Maxillen) abgeschnitten, *7* Lippentaster, *8* Beine. (Nach GONIN.)

Fig. 119. Erwachsene Raupe von **Pieris brassicae.** Knospe des Hinterflügels. Vergr. 30 : 1. *1* Stiel, welcher die Knospe am Hypoderm befestigt, *2* Aeußere Hülle, *3* halbringförmiger Wulst am Hilus, *4* Haupttrachee, *5* Tracheolenbündel (die Hauptäste verdeckend) nach GONIN.

Nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe entfaltet der Schmetterling seine Flügel, und die Luft, in das Tracheensystem derselben eindringend,

befördert deren Ausbreitung; das Blut, welches die Hohlräume in den Tracheenstämmen erfüllte, tritt allmählich in das Körperinnere zurück.

Nach einem von Conte und Vaney (1911) ausgeführten Experiment ist es möglich, den Kopf der Raupe abzuschneiden, ohne die Verwandlung zu hindern. Das Ergebnis ist (in günstigen Fällen) ein lebender, acephaler Schmetterling!

Unter den zahlreichen, über die innere Metamorphose der Insekten publizierten Arbeiten sind, außer Weismann, diejenigen von Dewitz, Künckel d'Herculais, van Rees, Gonin, Berlese, Anglas, Perez, unter denen über die äußere Metamorphose z. B. bei den wasserbewohnenden Culiciden (Dipteren) eine größere Abhandlung von Göldi (1905), zu nennen.

Phagocytose. Die innere Metamorphose vollzieht sich im wesentlichen unter Auflösung des Fettkörpers, der Muskeln, Drüsen, eines Teils der Hypodermis, des Epithels des Verdauungskanals und Ersatz dieser Teile durch Neubildungen. In einem bestimmten Zeitpunkt wird der Körper mit einem weißlichen Brei erfüllt gefunden, der aus großen, mit Körnern und Trümmern beladenen Zellen besteht (Körnchenzellen). Dies Phänomen, als Histolyse oder Sarcolyse bekannt, wird bei der Fleischfliege (Calliphora erythrocephala) schon am ersten Tag, im Sommer unter dem beschleunigenden Einfluß der Wärme in den ersten Stunden nach der Bildung der Tonnenpuppe beobachtet.

Metschnikoff (1883) und Kowalewski (1885—87) haben beobachtet, daß bei der Histolyse eine Hauptrolle den farblosen Blutzellen zufällt. Man sieht die Lymphocyten in Menge in die Muskeln, die Fettzellen usw. eindringen, deren Auflösung befördern und sich mit ihren Zerfallsprodukten beladen. Solche Zellen, die andere Elemente aufzehren, sind Phagocyten genannt worden. Die zum Verschwinden bestimmten Organe lösen sich so mehr und mehr auf unter Bildung des schon erwähnten halbflüssigen Breies, während andere Organe, Geschlechtsdrüsen, Nervensystem, Rückengefäß, erhalten bleiben. Die mit den Zerfallsprodukten beladenen Zellen wandern in die Umgebung der Imaginalscheiben und liefern diesen Elementen das Nahrungsmaterial für ihr nunmehr einsetzendes rasches Wachstum. Diese interessanten Tatsachen sind von manchen Forschern bestätigt worden, so van Rees (1888), Perez (1910). Das Studium der Phagocyten bei den Insekten führte Metschnikoff zu ihrer Entdeckung beim Menschen. Die Anfänge der Beobachtung der Phagocytose, dieser für die menschliche Pathologie so überaus wichtigen Erscheinung, führen auf Studien bei der Fliege zurück.

Aus den Imaginalscheiben entwickeln sich nicht bloß die Anhänge; auch eine neue Hypodermis im Gebiete des Thorax entsteht aus dieser Formation, indem eine neue Zellschicht in der Umgebung der Scheiben entsteht und sich allmählich immer weiter ausbreitet. In der abdominalen Region wird die Hypodermis der Imago aus Keiminseln gebildet, die in der larvalen Hypodermis zerstreut liegen. Solcher Inseln finden sich 6 in jedem Segment, 4 große und 2 kleine. Die Regeneration vollzieht sich in der Weise, daß die alte Hypodermis sukzessive nach dem Maße ihres Verschwindens durch die neue ersetzt wird. Es tritt somit keine Unterbrechung der Kontinuität ein, sondern in jedem bestimmten Moment bilden die beiden Hypo-

dermen, die alte und die neue, zusammen eine vollständige Hülle des Körpers.

Die Bildung des Kopfes verdient besondere Erwähnung. Bei Musca erscheint der Kopf im Innern des Thorax der Larve, in welchen er gleich dem Oesophagus eingestülpt ist. Später wird diese Gegend evaginiert; was hinten war, gelangt nach vorn und umgekehrt. Wenn dann die Fliege die Puppe verläßt, so wird der (durch das eingepreßte Blut) prall gefüllte, blasenförmig aufgetriebene Kopf gegen deren als Deckel vorgebildetes Ende angestemmt; der Deckel löst sich in einer kreisrunden Linie auf der Scheitelhöhe, und das Insekt ist fertig die Schale zu verlassen.

Das Herz [1]), das Nervensystem, welche der Auflösung nicht verfallen waren, erfahren nur eine mehr oder weniger beträchtliche Kondensation und Verkürzung. Ein großer Teil des Tracheensystems verschwindet. Die Tracheen der Imago werden neugebildet aus Zellen und Zellgruppen, die dem Tracheenepithel der Larve angehören. Vom Verdauungskanal verschwindet der größte Teil. Der Mitteldarm wird regeneriert aus bei der Larve sichtbaren Zellinseln, die zwischen der äußeren Cuticula und der äußeren Oberfläche des Darmepithels liegen.

Die intestinale Muskulatur wird durch die Phagocytose teilweise zerstört und regeneriert sich aus erhalten gebliebenen Muskelzellen; diese zerstreut unter den anderen liegenden Elemente sind schon im Beginn des Puppenstadiums kenntlich an ihrem sehr großen Kern und dem stark chromophilen Cytoplasma. Der Vorder- und Enddarm bleiben teilweise erhalten; andere Teile ergänzen sich aus ringförmigen Zellinseln (Imaginalringen), die an gewissen Stellen erhalten bleiben. Die Speicheldrüsen der Larve verschwinden, von den Lymphocyten aufgezehrt; die viel komplizierteren Organe der Imago entstehen aus Zellringen. Die Malpighischen Gefäße sind in der Regel bei der Imago zahlreicher als bei der Larve: Bienen- und Wespenlarven z. B. haben nur 4 Malpighische Gefäße, die Imagines deren eine sehr große Zahl. Die neuen Gefäße werden im Puppenstadium gebildet. Die Geschlechtsorgane, deren Entwickelung sehr frühzeitig, bald nach Verlassen des Eies, beginnt, erreichen während des Puppenstadiums ihre Reife und sind meist kurz nach dem Auskriechen funktionsfähig. Die Muskulatur verschwindet bei Musca gänzlich bis auf einige Muskeln des zweiten Thoraxsegmentes. Die Neubildung erfolgt aus mesodermalen Elementen, die auf der inneren Oberfläche der Imaginalscheiben angehäuft sind. Indessen nehmen an der Regeneration der Muskeln vielleicht auch alte Muskelkerne teil, die an verschiedenen Körperstellen erhalten bleiben. Bei solchen Puppen, die eine gewisse Beweglichkeit behalten (Lepidopteren, Coleopteren), erreicht natürlich die Auflösung der Muskulatur lange nicht diesen Grad.

Die Integumente, zunächst weich und weißlich, nehmen am Ende des Puppenstadiums und in den ersten Stunden, die diesem folgen, ihre definitive Konsistenz und Farbe an. Die glänzenden Schuppen,

---

1) Es ist durch direkte Beobachtung bewiesen worden, daß während des Puppenstadiums das Herz der Dipteren nur kurze Zeit zu schlagen aufhört. Bei Eristalis aeneus z. B., einer Syrphide, deren Verwandlung bei 15° mittlerer Temperatur in 14 Tagen stattfindet, kann man nachweisen, daß die Herztätigkeit nur im Laufe des 9. Tages momentan aufhört und vom 10. Tag an wieder beginnt. Allerdings sind am 10. Tage die Pulsationen unregelmäßig und schwach; am 11. aber ist das Tempo wieder normal (Künckel d'Herculais 1884).

welche die Zierde der Schmetterlingsflügel bilden, entstehen in einem System kleiner Grübchen auf der Oberfläche der Hypodermis; ihre Farben verdanken sie bald Interferenzerscheinungen, bald besonderen Pigmenten (M. v. Linden, A. Pictet).

Die Entwickelung mit vollständiger Metamorphose ist wahrscheinlich ein Abkömmling der progressiven, gradweisen Entwickelung. Die Larve, in günstigen Ernährungsverhältnissen lebend, häuft genügend Reservestoffe an, um eine längere Hungerperiode überstehen zu können. Unter Benutzung einer solchen Phase verfällt sie sozusagen einer zweiten embryonalen Entwickelung und erreicht, ihre Organe erneuernd, eine höhere Stufe der Differenzierung. Die höchststehenden Formen (Dipteren, Hymenopteren) finden sich unter den Gruppen mit vollkommener Verwandlung. Immerhin ist zuzugeben, daß gewisse Orthopteren, Hemipteren usw. auf anderem Wege zu nahezu gleicher Höhe der Organisation gelangt sind.

XIX. Phylogenie der Hexapoden.

Von **E. Göldi** (Bern).

Die Stammesgeschichte der Hexapoden stellt ein ebenso interessantes, als auch schwieriges und heiß umstrittenes Thema wissenschaftlicher Diskussion dar, das kaum erst aus dem Groben herausgearbeitet ist und bis zur Stunde keineswegs befriedigend abgeschlossen genannt werden darf. Indessen ist nicht zu verkennen, daß innerhalb der zwei bis drei letzten Dezennien Fortschritte zu verzeichnen sind. Unter einem dreifachen Gesichtspunkte hat der Hauptsache nach das Studium hinsichtlich der Phylogenie der Hexapoden zu geschehen:

I. Zu welchen Schlußfolgerungen führt für sich allein die anatomisch-morphologische Untersuchung an den Hexapoden im Vergleich zu den übrigen Arthropoden einerseits und den höheren Intervertebraten andererseits?

II. Welche Belehrung vermag uns die paläontologische Urkunde zu bieten?

III. Welche Förderung erwächst unserer Erkenntnis durch die ontogenetisch-entwicklungsgeschichtliche Urkunde?

Es ist einleuchtend, daß eine Hypothese dann um so größere Wahrscheinlichkeit involviert, wenn sie gleichzeitig allen drei Gesichtspunkten zu genügen imstande ist.

A. Vergleichend anatomisch-morphologische Prüfung.

Die Arthropoden bilden ein innerhalb der Invertebraten so ziemlich allerseits wohlabgegrenztes und scharf charakterisiertes Phylum. Es verteilt sich im wesentlichen auf die beiden großen Lager der Branchiaten (Kruster) und die Tracheaten (Insekten, Spinnen usw.). Die Unterscheidung stützt sich auf die Verschiedenheit des bewohnten Mediums, beziehungsweise auf die durch letztere bedingte Beschaffenheit der Atmungsorgane. Darin, daß der wasserbewohnende Kruster durch Kiemen atmet, während die Hexapoda und verwandten Gliederfüßer gemäß ihres Land- und Luftlebens dies durch Tracheen tun, d. h. in der durch diese biologische Ursache hervorgerufenen ana-

tomischen Abweichung liegt die hauptsächlichste und im Grunde nicht allzu schwer in die Wagschale fallende Organisationsdifferenz zwischen beiden Lagern. Denn die gesamte übrige körperliche Beschaffenheit, innerliche und äußerliche, läßt an Deutlichkeit enger somatischer Verwandtschaft kaum zu wünschen übrig. Mit der Nennung der größeren Einlagerung von Kalksalzen im Chitinpanzer der Kruster, des doppelten Antennenpaares, der ursprünglicheren und weniger umgewandelten Beschaffenheit der dafür der Zahl nach überlegenen Mund- und Bewegungsgliedmaßen und der im allgemeinen reichlicheren, gleichmäßigeren Gliederung des Körpers sind nämlich die äußerlichen Unterschiede zwischen Branchiaten und Tracheaten so ziemlich beieinander.

Es entsteht nun alsbald die Frage, welches der beiden Arthropodenlager das ältere sei. Da kann kaum ein Zweifel obwalten, daß die Antwort zugunsten der wasserbewohnenden Branchiaten ausfallen muß. Eine gegenteilige Annahme hieße einfach unsere gesamte Auffassung von der Stufenleiter tierischer Entwicklung auf den Kopf stellen. Weiterhin kann in Anknüpfung an diesen Gedankengang die Frage aufgeworfen werden, ob etwa die Tracheaten als direkt aus den Branchiaten hervorgegangen zu denken sein. Eine solche Idee hatte früher von mehreren Forschern ablehnende Beantwortung erfahren, während sie neuerdings von verschiedenen Autoren als wahrscheinlich bezeichnet wird (Carpenter, Lankaster, Hansen, Börner, Handlirsch). Von mehreren Seiten wird auf die bekanntlich dem Landleben zuneigende Krusterfamilie der Isopoden verwiesen und von Carpenter wird speziell auf die 1905 im Devon Irlands aufgefundene Form Oxyuropoda aufmerksam gemacht, als plausiblen Anknüpfungspunkt zwischen fossilen Isopoden und den fossilen Palaeodictyoptera oder Urinsekten, über fossile Parallelgestalten zu den heutigen Myriapoden-Angehörigen Scolopendrella und Polyxenus. Sei es nun, daß diese letztere Ansicht die richtige Fährte einschlägt, oder sei es, daß beide Arthropodenlager sich als selbständige Aeste aus einem gemeinsamen Wurzelmateriale herausgebildet haben, aufrecht bestehen bleibt jedenfalls, daß die Branchiatenpartie entschieden den Eindruck einer früheren älteren Tierschicht macht.

Und das, was uns die äußere Morphologie der wasserbewohnenden Kruster lehrt, erweist sich zum Teil in hervorragender Weise nützlich zum Verständnis der an und für sich gar nicht so leicht zu deutenden Verhältnisse bei den luftatmenden Tracheaten, wie dies z. B. namentlich schon am Beispiel der Hexapodenmundwerkzeuge als Spaltfußderivate ersichtlich wird. Ob nun aber sämtliche Tracheaten zusammen einen einheitlichen Ast darstellen, oder ob die Hexapoden wiederum für sich einen besonderen Seitenzweig darstellen, die Arachnoidea einen zweiten, das sind Probleme, die wir als den Kern gegenwärtiger Frage nicht unmittelbar berührend, hier unberücksichtigt lassen wollen.

Aus welcher Invertebratenmatrix dürften denn die Arthropoden ihren Ursprung genommen haben? — Wir glauben sagen zu können, daß in dieser Beziehung die allgemeine Meinung mit erfreulicher Harmonie die polychäten Anneliden als in erster Linie in Betracht kommend bezeichnet. In wasserbewohnenden Ringelwürmern werden

die wahrscheinlichen Ahnenformen sowohl für die Branchiaten- als auch für die Tracheatenreihe zu vermuten sein.

Die innere Uebereinstimmung läßt nichts Wesentliches zu wünschen übrig. Bezüglich der äußeren stehen die Dinge so, daß z. B. hinsichtlich der Gliedmaßen zwischen Parapodien mariner Anneliden und dem typischen Spaltfuß der Crustaceen die Aehnlichkeit des Baues förmlich dazu drängt, dieselbe auch als Ausdruck der Homologie aufzufassen. Jedenfalls darf gesagt werden, daß ohne Zuhilfenahme dorsolateraler Parapodien die Ableitung der Hexapodenflügel die größte Verlegenheit bereiten müßte.

Bei der Umschau nach jetzt lebenden Formen, welche an die Tracheatenwurzel zu verlegen wären und somit Licht zu verbreiten vermöchten über die Herkunft und Abzweigung der Hexapoden, kommen zwanglos in Betracht einerseits gewiß Myriapoden-artige Geschöpfe und andererseits Peripatus als Vertreter der Protracheaten. Unter den Myriapoden-Verwandten ist es speziell die von manchen Autoren zu der Gruppe der Symphyla gerechnete Gattung Scolopendrella, welche sehr eigenartige, sozusagen archaische Organisationsverhältnisse aufweist. Eine ganze Reihe von Forschern, von Menge (1851) ab, Packard, Ryder, Newport, Grassi (1885), Haase, Pocock, Schmidt (1895), befaßte sich mit dem inneren und äußeren Bau dieses Tieres unter dem angegebenen Gesichtswinkel. Namentlich ist es Packard gewesen, der schon in einer aus dem Jahre 1873 stammenden Abhandlung die besondere Wichtigkeit von Scolopendrella vom phylogenetischen Standpunkte aus betonte. Und nach weiteren 30 Jahren faßte er sein Urteil in dem denkwürdigen Satze zusammen: „Gewiß ist Scolopendrella der einzige existierende Arthropode, welcher mit der alleinigen Ausnahme einer nach vorne verlegbaren Geschlechtsöffnung, die Bedingungen einer Ahnenform zu den Thysanuren und über dieselben zu den geflügelten Insekten völlig zu erfüllen vermöchte.“ Der mit bekrallten Beinen und einem Antennenpaar versehene, im übrigen Aussehen zwischen Egel und Raupe die Mitte haltende Peripatus steht vereinzelt da als merkwürdiges Verbindungsglied zwischen Gliederwürmern einerseits und echten Gliedertieren andererseits. Man hat ihn zum Vertreter einer besonderen Klasse der Protracheata erhoben. Die heutigen Onychophoren sind ausnahmslos Landtiere, die im heißen Erdgürtel als lichtscheue Wesen nach Asselnart unter Laub und Stämmen von organischem Detritus leben. Man kann sich auch hier der Auffassung anschließen, daß „Peripatus ein Sammeltypus ist, eine Verbindungsbrücke zwischen Würmern und tracheaten Arthropoden, und daß man ihn vernünftigerweise wo nicht geradezu als Ahnenform, so doch als ähnlich dem wahrscheinlich noch stark wurmartigen Urelter von Myriapoden und Insekten betrachten darf“. Dabei soll natürlich die beträchtliche Kluft zwischen Peripatus und den übrigen mit Antennen ausgestatteten, luftatmenden Arthropoden nicht verschwiegen werden.

B. Die paläontologische Urkunde.

Um dieselbe haben sich schon früher Germar, dann namentlich Oswald Heer, Scudder und Brongniart, neuerdings Handlirsch besonders verdient gemacht.

Die erdgeschichtlich am frühesten auftretenden Hexapoden reihen sich bei den Aptera, Orthoptera, Neuroptera und Hemiptera ein. (Die Neuroptera werden bekanntlich von manchen Autoren als Archiptera bezeichnet.) Sämtliche vier Ordnungen reichen jenseits des mesozoischen Zeitalters zurück und ihnen kommt unstreitig der paläontologische Primat zu. Die Entwicklung der übrigen Insektenordnungen setzt erst mit dem Mesozoicum ein. Unter diesen vier Altehrwürdigen sind es wiederum die Aptera, die Neuroptera (Sialiden) und Orthoptera (Blattiden), die den vordersten Altersrang beanspruchen, insofern aus der ersteren der Lepisma-ähnliche Dasyleptus, und Eintagsfliegen schon im Devon auftreten (während die vermeintliche Urküchenschabe, Paläoblattina aus dem Silur, bis vor kurzem für das ältese bekannte fossile Insekt gehalten, sich als ein Trilobitenüberrest herausgestellt hat und zu streichen ist). Die Hemiptera aber und die Mehrzahl der Neuroptera und Orthoptera setzen erst seit dem Carbon ein.

Der Zahl und der gesamten faunistischen Bedeutung nach bilden jedoch die Orthoptera und Neuroptera zusammen einen hervorragend wichtigen Formenkreis. Unter den ca. 2600 fossilen Insektenarten die Scudder bereits im Jahre 1885 aufzuführen vermochte (155 paläozoische, 475 mesozoische und 1972 tertiäre) — die Zahl ist seither erheblich, nämlich um mehr als das Dreifache, gestiegen [1]) — stellen sie von jenen 155 paläozoischen Species die große Majorität. Es waren die charakteristischen Insekten der Steinkohlenformation, die gegen Mitte und Schluß jener Periode ihren Triumph feierten.

Jene paläozoischen Insekten beanspruchen nun unser Interesse hier besonders insofern, als sie im Vergleich zu den später auftretenden eine geringere Differenzierung im Bau und Beschaffenheit der Flügel und ihres Geäders aufweisen und einander näher stehen, als ihre nachherigen Deszendenten aus den entsprechenden Ordnungen. Es sind Sammeltypen, die der exakten Einreihung innerhalb des Rahmens der Systematik der Gegenwartsfauna öfters nicht geringe Schwierigkeiten entgegenstellen. Scudder hat sie denn auch in Würdigung dieses Umstandes zu einer besonderen Gruppe der Palaeodictyoptera erhoben, zu welcher er außer den Archipteroidea (Protoneuroptera) und den Orthopteroidea (Protorthoptera) allerdings auch noch als Hemipteroidea jene älteren Protohemipteren einbezieht [2]).

Von sogen. „Uebergangsordnungen" kommen nach Handlirsch namentlich in Betracht: die Protorthoptera — als Verbindungsbrücke zu den Orthoptera —, Protoblattidea (zu Blattoiden und Mantoiden), Protephemeroidea (zu Plecopteren und Ephemeriden, Protodonata (zu den Libellen) usw.; unter einigen blind endigenden Sackgassen der Palaeodictyoptera sind beispielsweise die Mixo-

1) Bis jetzt sind rund 1000 paläozoische, ungefähr gleichviel mesozoische und annähernd 6500 känozoische Insekten beschrieben, was im Vergleich zu der Gesamtartenzahl der Insekten der Gegenwartsfauna höchstens etwa 1,5 bis 2 Proz. ausmacht.

2) Als willkommenes Bindeglied zwischen den fossilen Palaeodictyoptera und den Rhynchoten oder Hemipteren stellt sich das merkwürdige, 75 mm lange, aus dem unteren Perm Deutschlands stammende und von Dohrn beschriebene Eugereon boeckingii dar. Von Handlirsch wurde es zum monotypen Vertreter der Ordnung der Protohemiptera erhoben. Die vorzügliche Erhaltung der Mundteile läßt einen langen Saugrüssel erkennen, der an die zum Stechen eingerichtete Rüsselgestalt der Cicaden und Wanzen erinnert, während manche andere Züge an die Mantiden anklingen, so die langen Beine.

termitoidea zu nennen. Eine recht altertümliche und im Palaeozoicum durch enorme Artenzahl besonders wichtige Insektengruppe wird durch die Blattiden oder Schaben dargestellt. Sehr bemerkenswert ist in der historischen Entwicklung der Insektenwelt die Tatsache, daß mit dem Uebergang vom Palaeozoicum zum Mesozoicum (Perm zu Trias) eine scharfe Wendung eingetreten ist, einen frappierenden Markstein zwischen Altem und Neuem bezeichnet und ersichtlich als Begleit- und Folgeerscheinung einer gewaltigen Veränderung in der Pflanzenwelt (Ablösung des Kryptogamen-Dominium durch dasjenige der Angiospermen-Phanerogamen) zu deuten ist.

Ein gewisses Konvergieren der Abstammungslinien gegen einen phylogenetischen Ausgangspunkt ist also merklich herauszufühlen.

Unter den übrigen Hexapodenordnungen Coleoptera, Diptera, Lepidoptera und Hymenoptera reicht, wie gesagt, keine weiter als an die Basis des Mesozoicums zurück. Bis dahin bringen es die Käfer; Fliegen und Bienen setzen erst mit der Lias ein. Zuletzt treten die Schmetterlinge auf; sie zeigen sich nicht vor Beginn des Tertiärzeitalters.

Als Ergebnisse dieser Zusammenstellung finden wir folgende zwei bedeutsame Sätze: 1) in bezug auf postembryonalen Entwickelungsmodus: die paläontologische Aufeinanderfolge zeigt zuerst Ametabola, und erst später Metabola, und zwar zuerst Hemimetabola, und erst zuletzt Holometabola; 2) in bezug auf Mundwerkzeuge: die früheste Hexapodenbesiedelung gehörte auch in ihrem Imaginalzustande durchaus dem mandibulaten Typus an, der offenbar während langer Zeiträume der herrschende blieb, während der suctoriale Typus — abgesehen von dem früh auftretenden Formenkreis der Protohemipteren, mit dem merkwürdigen Eugereon als Mittelpunkt — namentlich denjenigen Ordnungen eigen ist, die wir eben erdgeschichtlich als die jüngsten kennen lernten (Dipteren, Hymenopteren, Lepidopteren). Die allerälteste Insektenschicht bietet sich mithin auf Grund der paläontologischen Urkunde, trotz der Unvollständigkeit dieser letzteren, unserer Vorstellung dar als eine Gesellschaft kleinerer Tierformen, welche ebensowohl für das Zerbeißen von Holzfaser und Kauen von vegetabilischen Stoffen verschiedener Art, als auch für karnivore Nahrung eingerichtet war —, eine immerhin vorwiegend vegetarianische Mikrofauna[1]), wie sie in die Bodennähe einer feuchtwarmen Waldlandschaft von tropischem Charakter hineinpaßte. Wurmartige Wesen vom Aussehen der Asseln und des Peripatus werden wir uns an die Basis der Entwickelungsreihe zu denken haben, Geschöpfe vom Habitus des Zuckergastes, der Küchenschaben etwas weiter nach oben.

Und mit der Zeit mischten sich dieser Gesellschaft in fortan zunehmender Vertretungszahl Insekten bei, mit zu anhaltendem Fluge

---

1) Bezeichnung, die sich natürlich auf allgemeine Durchschnittswerte bezieht und nicht im Widerspruch steht mit der Tatsache, daß es ganze Reihen von frühfossilen Insekten gegeben hat, deren Dimensionen diejenigen der größten heutigen weit hinter sich zurückließen. Es sind Formen unter den Libellen bekannt geworden, die eine Spannweite von nicht weniger als 70 cm aufwiesen; unter den im Gegensatz zu den heutigen Stabheuschrecken geflügelten und wahrscheinlich an der Wasseroberfläche lebenden Carbonphasmiden maß das Titanophasma Fayoli ca. 28 cm und die gleichaltrige Riesenephemeride Megaloneura besaß eine Flügellänge von 33 cm. (Vergleiche hierzu die später folgenden speziellen Angaben von Handlirsch über Größenvergleich.)

wohlausgerüstetem Imaginalzustand und Larvenzuständen, die zum Teil primär amphibiotisch, zum Teil sekundär wiederum dem Wasserleben angepaßt, in den reichlich vorhandenen Süßwassertümpeln und -Seen der Kryptogamenwälder gedeihliche Existenzbedingungen gefunden haben (phryganiden-, ephemeriden-, odonatenartige).

Eine recht bedeutsame Vervollständigung hat die paläontologische Urkunde hinsichtlich der Ahnenreihe der Hexapoden in neuester Zeit erfahren durch das Bekanntwerden von gewissen höchst merkwürdigen marinen Anneliden (Polychäten) aus dem Cambrium von Kanada [1]). In den sogenannten Burgeßschiefern der Stephenformation von Britisch-Columbia, die dem Mittelcambrium zugehören, sind, neben einer großen Zahl von Invertebraten verschiedenster Klassen, aus der Würmerreihe Chätognathen, Gephyreen und Anneliden mit wohlerhaltenen Parapodien, Borsten und Kiemen gefunden worden. Vor allem ist die Gattung Aysheaia mit geringeltem Körper und einfachen ventralen Parapodien, an denen stachelartige, am ersten Parapod klauenförmig einwärts gekrümmte Borsten wahrzunehmen sind. Die Aehnlichkeit mit Peripatus ist eine geradezu überraschende. Im kambrischen polychäten Ringelwurm Aysheaia liegt mithin sozusagen die marine Ahnenform zum heutigen terrestrischen protracheaten Peripatus vor.

C. Die ontogenetische Urkunde.

Jedermann, der dem Problem der Phylogenie der Hexapoden nachgeht, wird mit dem Gefühl des Bedauerns konstatieren müssen, daß die Ontogenie auf diesem speziellen Gebiet als Orientierungsmittel so ziemlich versagt und daß von ihrer sonst so vielfach bewährten Belehrung diesmal merkwürdig wenig zu verspüren ist. Durch die embryonale Partie der Entwicklung erfahren wir zwar bezüglich der primitiveren Ametabola z. B. die Collembole Anurida, daß das Junge, bevor es das Ei verläßt, ein Endstadium von wurmartigem Habitus zeigt, das rudimentäre abdominale Gliedmaßen wenigstens noch an den vorderen Hinterleibssegmenten erkennen läßt. Dieselbe Erscheinung ist übrigens selbst noch bei metabolischen Insekten, wie z. B. beim Wasserkäfer (Hydrophilus) zu beobachten. Die für das Imaginalstadium so bezeichnende Gegensätzlichkeit zwischen Kopf-, Thorax- und Hinterleibsabschnitt ist zwar bereits angedeutet, aber noch nicht so scharf durchgeführt. Noch getreuer ist dieses ursprüngliche Verhalten zu beobachten beim Embryo der Arachnoidea, dessen Gliederung eine reichlichere und gleichmäßigere ist, als diejenige des ausgewachsenen Tieres.

Die postembryonale Partie der Entwickelung metabolischer Insekten zeigt uns das Vorhandensein von zweierlei Larventypen, auf deren Kontrast zuerst Lubbock aufmerksam gemacht hat. Einerseits der Campodeatypus, dessen primitivere Stellung schon durch den Umstand angedeutet wird, daß die Larven der Archiptera und dergleichen archaischer Hexapodengestalten in dieser Livrée auf-

1) Vgl. Charles W. Walcott, „Middle Cambian Annelids". No. 5: Cambrian Geology and Palaeontology. In Smithsonian Miscellaneous Collections, Vol. 57, No. 5 (1911), sowie das bezügliche Referat von Th. Studer in Mitteil. d. naturforsch. Ges. Bern (1912), 1913, p. XXIII.

treten. Die Tatsache, daß er namentlich bei wasserbewohnenden Formen beliebt, vermag dem Wert dieser Beurteilung keinen wesentlichen Eintrag zu tun. Auf der anderen Seite finden wir den erucaeformen Typus (Raupentypus), der als „Made“, „Engerling“, „Raupe“ einen wurmartigen Habitus zur Schau trägt, und vorzugsweise den Insektengruppen mit terrestrischer Lebensweise zukommt. Der wurmartige Habitus erweist sich aber hier bei genauerem Zusehen keineswegs als Bürgschaft eines primären Merkmals; die wurmförmigen Larven der Dipteren, Hymenopteren, Lepidopteren vieler Coleopteren zeigen im Gegenteil unverkennbare Anzeichen sekundärer Anpassung[1]). Nichts wäre verkehrter als die postembryonale Metamorphose dieser höheren Insekten — denn diese sind es ja gerade, bei denen die Larve den Raupentypus aufweist — als ein in den Einzelheiten zutreffendes, getreues Wiederholungsbild phylogenetischen Geschehens erblicken zu wollen. Das Metamorphosenbild, wie es sich aus leicht begreiflichen Gründen als seit Ewigkeit her bestehendes Naturgesetz in unsere Vorstellung eingenistet hat, kann in Wirklichkeit auf diese Rolle bloß unter ausdrücklichem Vorbehalte Anspruch erheben. Die innerhalb von Monaten, Wochen und Tagen durch fieberhaftes Vertilgen ungeheurer Futtermengen zu einem Fettklumpen heranwachsende Larve — die ruhende Puppe, welcher zur gegebenen Frist die Imago entschlüpft —, beide haben nicht etwa die Bedeutung von Rekapitulationen besonders wichtiger Merk- und Wahrzeichen auf dem langen Wege ehemaliger Stammesgeschichte. Wir müssen sie weniger als spezialisierte Einzeletappen, sondern eher als Stellen an der Entwicklungsbahn auffassen, wo durch Näherrücken ursprünglich gleichmäßiger Phasenabstände Verdichtungen und Stauchungen eingetreten sind. Denn der eigentliche Unterschied in der Entwicklung der Holometabola gegenüber derjenigen der Ametabola und Hemimetabola kann zutreffend unter dem Bild eines Längsprofiles veranschaulicht werden: der flach verlaufenden, weit ausgezogenen Bahnlinie der letzteren steht die gestauchte Linienentwicklung der ersteren mit beträchtlichen steilen Seitenexkursen, sozusagen als Ausdruck explosiver Vorgänge, gegenüber.

Dafür, daß die postembryonale Entwicklung der Metabola als erhebliche Verkürzung und sekundäre Abänderung des ursprünglichen Verlaufes aufzufassen ist, liegt ein nicht mißzuverstehendes Anzeichen in den sogenannten „Imaginalscheiben“ erucaeformer Insektenlarven vor.

Als Resultat ergibt sich das eingangs angedeutete, daß man von Insektenontogenie und Insektenmetamorphose nicht viel mehr zur Abklärung der Phylogenie zu erwarten haben wird, über das Maß desjenigen hinaus, das uns durch die anatomisch-morphologische Betrachtung und die paläontologische Urkunde geboten wird.

Unter den Arbeiten, welche sich speziell und einläßlich mit dem Problem der Insektenmetamorphose von einem höheren Gesichtspunkte aus beschäftigen, können hauptsächlich drei als durch ihre Gediegenheit und Gedankentiefe hervorragend bezeichnet werden.

---

1) In diesem Sinne zu deuten sind offenbar auch die auf sämtlichen Abdominalsegmenten paarig angeordneten federförmigen Kiemenanhänge der im Wasser lebenden Larve des Taumelkäfers (Gyrinus), Deegener, Handlirsch.

Es sind eine ältere von LUBBOCK[1]) und zwei neuere von R. HEYMONS[2]) und P. DEEGENER[3]).

Auf Grund vergleichend-entwickelungsgeschichtlicher und anatomischer Ergebnisse kommt HEYMONS zu folgender Aufteilung des Arthropodenstammes:

Arthropoda.

I. Atelocerata.	II. Teleiocerata.	III. Chelicerata.
Myriapoda, Insecta.	Trilobita, Crustacea.	Gigantostraca, Arachnoidea.

Die uns hier besonders interessierende erste Abteilung der Atelocerata wird dann speziell noch in nachstehender Weise aufgeteilt:

Atelocerata.

I. Anamorpha.	II. Epimorpha.	III. Metamorpha.
Entwickelung mit Umwandlung und mit Neubildung von Segmenten in nachembryonaler Zeit.	Entwickelung mit Umwandlung ohne Segmentzuwachs und ohne Larven in nachembryonaler Zeit.	Entwickelung und Verwandlung ohne Segmentzuwachs und mit Ausbildung von Larven in postembryonaler Zeit.
Homoanamorpha (Symphyla, Diplopoda etc.) Heteroanamorpha (Chilopoda).	Chilopoda, Insecta.	Insecta.

Genauere Einsicht in die Anschauungen von HEYMONS über die Insektenmetamorphose wird uns durch folgende Uebersicht ermöglicht:

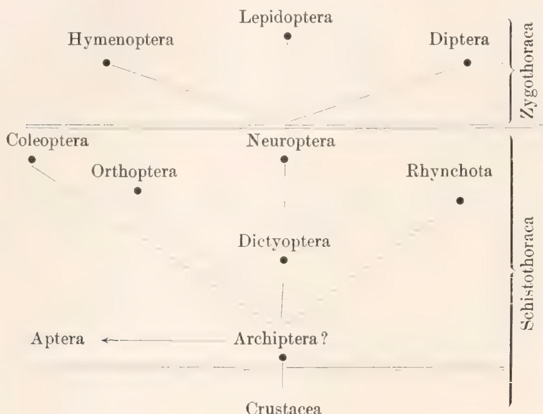
Epimorpha. Insekten mit Umwandlung.		Metamorpha. Insekten mit Verwandlung.				
I. Epimorpha typica	II. Hyperepimorpha	I. Hemimetabola	II. Prometabola	III. Holometabola		
				1) Holometabola typica	2) Hypermetabola = Hypermetamorpha	3) Cryptometabola (Ametabola = Ametamorpha
(Thysanura, Orthoptera, Dermaptera, Copeognatha, Isoptera [Termitidae], Rhynchota p. etc.)	(Coccidae ♂♂, Margarodidae, Pyrophoridae)	(Cicadidae, Odonata, Plecoptera)	(Ephemeridae)	(Neuroptera Hymeno-, ptera, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera etc.)	Meloidae	Termitoxenidae

1) J. LUBBOCK, Ursprung und Metamorphosen der Insekten. Deutsche Uebersetzung nach der zweiten englischen Originalausgabe, Jena 1876.

2) R. HEYMONS, Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderer Arthropoden. In „Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie", herausgegeben von SPENGEL, Bd. 1, 1907, Heft 1.

3) P. DEEGENER, a) Die Metamorphose der Insekten, Leipzig und Berlin 1909; b) Wesen und Bedeutung der Metamorphose bei den Insekten, Leipzig 1910.

Wir gelangen nun schließlich zur Besprechung der Frage, wohin die Ergebnisse hinsichtlich der Phylogenie der Hexapoden zeigen, welche sich bei einer mehr oder weniger gleichmäßigen Berücksichtigung sämtlicher drei Prüfungswege gewinnen lassen. Vorerst sei indessen noch in Kürze zweier Lösungsversuche gedacht, die zwar an und für sich beachtenswert, aber im Hinblick auf die Einseitigkeit ihres vorwiegend morphologischen Ausgangspunktes heute mehr nur historisches Interesse beanspruchen können. In einem 1887 veröffentlichten Aufsatze „Ueber die Gruppierung der Insektenordnungen" benutzte Gustav Schoch [1]) die Bildung des Thorax als Kriterium. Er unterschied Insekten mit locker verbundenen Thoracalsegmenten, als niedrig organisierte (Schistothoraca), und andere, höhere, mit stufenweise fortschreitender Brustringverschmelzung (Zygothoraca). So gelangte er — übrigens offenbar mit gleichzeitiger Benützung paläontologischer Voraussetzungen allgemeiner Art — zur Annahme eines Insektenstammbaumes von folgendem Aussehen:



Morphologisch gewiß verdienstvoll, aber phylogenetisch wenig förderlich ist sodann die von Paul Mayer 1876 aufgestellte Hypothese vom Protentomon [2]) als theoretische Ahnenform der Insekten. Sie berücksichtigt allerdings äußere und innere Organisationsverhältnisse in vortrefflicher (in einigen Einzelheiten heute zwar zu modifizierender) Form, aber sie leidet stammesgeschichtlich an dem fatalen Mangel, eine bereits mit einem Doppelflügelpaar (meso- und postthoracal) ausgerüstete Imaginalform zum Ausgangspunkt zu nehmen. Ein Erklärungsversuch, der aber nicht den larvalen Zuständen als dem zeitlich Früheren die volle gebührende Beachtung widerfahren

1) In Mitteilungen der Schweiz. Entomolog. Gesellsch., Bd. 7, 1887.

2) Ueber Anatomie und Phylogenie der Insekten. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 10.

läßt, vermag der Phylogenie nicht die wünschenswerte Förderung zu bringen.

Betrachten wir nun die bemerkenswertesten neueren allgemein fundamentierten Erklärungsversuche. Sie drehen sich zunächst um das Problem der Entstehung der Holometabolie als Hauptachse der Diskussion. Da finden wir die Anschauungen von A. LAMEERE in Brüssel[1]). Denselben zufolge hätten wir uns von der Stammesgeschichte der Insekten etwa folgendes Bild zu machen: die Palaeodictyoptera sollen eine ausgesprochen terrestrische Lebensweise geführt und einen phytophagen Ernährungsmodus besessen haben. Als Ausgangspunkt für die Holometabolie wird die Gruppe der fossilen Megasecoptera[2]) angenommen. Der Anstoß zur Holometabolie hätte in dem zunehmenden Bestreben der Larven gelegen, von dem Weiden auf den Außenteilen ablassend, in das Innere des Pflanzengewebes einzudringen und zur endophagen Lebensweise überzugehen.

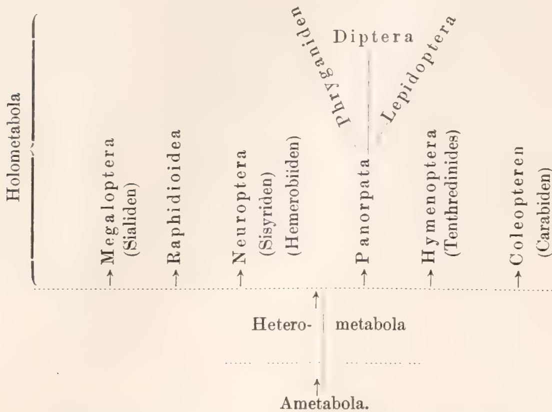
Aus den phytophagen Megasecoptera hätten sich monophyletisch alle Holometabola, also Lepidopteren, Dipteren, Phryganiden, Coleopteren, Hymenopteren, Neuropteren, Sialiden, Raphidioiden abgezweigt. Ein anderer Erklärungsversuch liegt von dem italienischen Forscher BRUNELLI (1902) vor. Er meint, die eigentliche Ursache der Metamorphose sei in dem Umstand gegeben, daß sich die Larven einer größeren Zahl von Insektentypen der grabenden Lebensweise zugewendet habe. So stellt er die Coleopteren, als Fodiometaboli, den übrigen Holometabola, als Sitometaboli, gegenüber, und glaubt bezüglich der letzteren, daß es hauptsächlich die Verschiedenartigkeit der Ernährung im jugendlichen und ausgewachsenen Zustande gewesen sei, welcher die größere Komplikation des Verwandlungsmodus herbeigeführt habe.

Demgegenüber machte kürzlich A. HANDLIRSCH folgende Argumente geltend: Durch einen neuerlichen Fund einer Megasecopterenlarve aus Nordamerika wird die heterometabolische Entwickelungsweise dieser bedeutungsvollen Gruppe der Palaeodictyoptera wahrscheinlich gemacht. Diese Larvenform dürfte eine aquatile Lebensweise geführt haben und die Nahrung sowohl vegetabilisch (Algen und pflanzlicher Detritus), als carnivor beschaffen gewesen sein. (Eine direkt räuberisch-carnivore Lebensweise wird indessen, wie HANDLIRSCH hervorhebt, für die Palaeodictyoptera kaum wahrscheinlich, weil im allgemeinen an denselben die für eine solche charakteristischen Merkmale fehlen, welche in Raubbeinen und Prognathismus der Mundteile bei sehr beweglichem Kopf- und Brustabschnitt bestehen.) HANDLIRSCH nimmt an, daß eine ganze Reihe älterer Insektentypen primär amphibiotisch waren und zählt unter diesen auf: die Ephemeriden, Sialiden, Perlarien, die Protodonaten und Odonaten, unter den Neuropteren die Sisyriden. Er hält ein polyphyletisches Abstammungsverhältnis der Holometabola für das Wahrscheinliche, und zwar nimmt

1) AUG. LAMEERE, La raison d'être des métamorphoses chez les Insectes. In Ann. Soc. entom. Belgique, T. 43, 1900.

2) Paläozoische Gruppe, von BRONGNIART aufgestellt auf Grund von Funden aus den klassischen Schichten von St. Etienne. Von HANDLIRSCH zu einer aus 5 Familien und bisher 21 Arten bestehenden Ordnung erhoben. Der Gesamthabitus ephemeridenartig, die beiden Flügelpaare lang, aber relativ schmal, von eckigen Umrissen und mit nicht sehr zahlreichen Längs- und Queradern; am Hinterende zwei sehr lange Cerci; Prothorax klein, Kopf herzförmig, breit aufsitzend, klein, mit wenig ansehnlichen Fühlern.

er etwa 5—6 Reihen mit selbständiger Abzweigung an. Seiner Ansicht dürfte folgendes graphische Schema entsprechen:



Hypothetischer Stammbaum der Holometabola.

An diesem Schema wird sich unser Interesse hauptsächlich auf zwei Punkte konzentrieren. Erstens auf die Panorpaten, als Ausgangspunkt für Diptera und Lepidoptera, unter den erdgeschichtlich jüngeren Insekten. Ferner auf den Umstand, daß die Hymenopteren, die man sonst gewohnt ist, mit den beiden vorigen in nächste Beziehung gesetzt zu sehen, hier als selbständige Abzweigung gedacht werden, mit den Tenthrediniden an der Wurzel.

Unter den primär amphibiotischen Urinsekten und der Reihe von ihnen abgeleiteter Formen (Protodonaten, Odonaten, Protephemeroiden und Ephemeriden, Megasecopteren, Sialiden, Neuropteren, Perlarien), glaubt Handlirsch, sowohl für die von den Megasecoptera abzweigende Deszendenz (Panorpaten, Phryganoiden, Dipteren, Lepidopteren), als für die Reihe der echten Neuropteren und die Formenkette der Protorthopteren, Problattoiden und anderer, also heterophyletisch, einen Uebergang zum reinen Landleben annehmen zu sollen (verbunden mit einem Schwunde oder starker Rückbildung der Abdominalextremitäten [1]), daß sich aber später wieder manche dieser terrestren Formen dem Wasser zuwandten, jedoch nie mehr imstande waren, die ursprünglichen Kiemen neu zu bilden. Einwandfreie Belege für diese Annahme werden in den Wasserwanzen erblickt, die, trotzdem sie schon im Jura „fertig" waren, noch immer nicht durch Kiemen atmen; in den Dytisciden, Culiciden, Stratiomyden, Tabaniden und vielen anderen Formen (Handlirsch).

1) Beachtenswert ist z. B. die Tatsache, daß die Ephemeroidenlarven aus dem Perm noch auf dem 9. Segmente Kiemen besaßen, während schon von den jurassischen Eintagsfliegenformen ab bis auf die neuzeitlichen eine Reduktion der Kiemenanhänge zu konstatieren ist.

Es wurde bereits oben erwähnt, daß der Wendepunkt vom erdgeschichtlichen Altertum zum Mittelalter gleichzeitig eine Faciesveränderung in der Insektenwelt mit sich führte. Dieselbe ist mit dem Auftreten der Metabolie charakterisiert, deren Entstehung in die Liasperiode zu versetzen ist. HANDLIRSCH erblickt in der Metabolie eine Anpassung an das Klima und den Jahreszeitwechsel, die mit der im Lias eingetretenen Klimaverschlechterung ihren Anfang genommen. Eine parallele Begleiterscheinung zur tiefgreifenden Veränderung im ontogenetischen Entwickelungsmodus erblickt er in der durchschnittlichen Größenabnahme der postliasischen Insekten im Vergleiche zu den präliassischen. Eine allgemeine Orientierung über die Relation von Körpergröße unter verschiedenen geographischen und Klimaverhältnissen läßt auch gegenwärtig noch deutlich erkennen, daß tropisches und subtropisches Klima Hervorgehen und Erhalten großer und Riesenrassen begünstigen. HANDLIRSCH hat nun an der Hand eines umfangreichen Messungsmateriales, das sich namentlich auf die durchschnittliche Flügellänge bezieht und sich auf jetzt lebende wie fossile Insekten aller Perioden und aller Ordnungen erstreckt, den ziffermäßigen Beweis erbracht, daß die Statur seit jenem Wendepunkt eine beträchtliche Einbuße erlitten hat. Im unteren und mittleren Oberkarbon existierte eine Insektenfauna mit einem Riesenkörpermaß; die durchschnittliche Flügellänge betrug damals 51 mm. Während sie in den Tropen noch jetzt 16 mm beträgt (ca. $^1/_3$), kommt sie bezüglich der gegenwärtigen Gesamtinsektenfauna bloß auf 7 mm (mithin minder als $^1/_7$) zu stehen.

Aus diesen Daten läßt sich zweierlei entnehmen:

1) Die große Statur der paläozoischen Insekten erlaubt auch für unsere Breiten den Schluß auf ein damalig gleichmäßig feuchtheißes Klima, wie es etwa dem heutigen Tropenwalde entsprechen mag. 2) Der Flügel mit seinem imposanten Oberflächenausmaß gibt zu verstehen, daß er schon bei jenen Urweltinsekten keine nebensächliche Rolle in deren Lebenshaushalte zu spielen berufen war. Bei dieser Gelegenheit sei der bedeutungsvolle Umstand erwähnt, daß nicht wenige von den Palaeodictyoptera (z. B. Stenodictya) an den Prothoraxseiten kleine membranöse, elytrenartige Verbreitungen aufweisen, zu denen die auf einem gewissen Larvenstadium der Termiten durch FRITZ MÜLLER und BUGNION beobachteten prothoracalen Flügelrudimente ein Homologon aus der Gegenwart darzustellen scheinen.

Der von HANDLIRSCH, PACKARD und anderen vertretene Gedanke, die Holometabolie als eine ursprünglich durch Klimaveränderung veranlaßte und seither durch den Jahreszeitwechsel ständig gewordene Modifikation ontogenetischer Entwickelung zu erklären, befriedigt ohne Zweifel besser als anderen bisherigen Versuche. Dies gilt besonders gegenüber jenem in seinem Einflusse zu hoch eingeschätzten Faktor der Endophagie. (Wenn auch gewisse xylophage Lepidopteren, wie Sesiiden, Cossiden, Hepialiden tatsächlich als primitiv organisierte Schmetterlingsgruppen aus dem altertümlichen Lager der Jugata aufgefaßt werden, so liegt hierin noch kein zwingender Grund zur Heranziehung dieses Faktors als eigentliche treibende Ursache gegenüber der Gesamtheit der Hexapoden.)

Der durch die Holometabolie am ursprünglichen Verlauf der Insektenmetamorphose hervorgebrachte Betrag von Abänderung wird

uns wohl am besten dadurch bewußt, daß wir das Entwickelungsbild einer Eintagsfliege, Ephemera, ins Auge fassen: Die Metamorphose ist eine ganz allmähliche, dabei ist die Zahl der Häutungen eine überraschend große und am Ende der langen, gleichmäßigen Entwickelungskette sehen wir eine geflügelte Subimago — sozusagen eine fliegende Puppe — welche schließlich nach weiterer Häutung die eigentliche Imago hervorgehen läßt.

Die Holometabolie also, die einerseits abgekürzte, aber andererseits durch starken morphologischen Abänderungsbetrag charakterisierte Metamorphosenform, erscheint uns als eine durch Klimaeinflüsse bedingte Neuinstitution in der Phylogenie der Insekten, eine Institution, die biologisch unter denselben Gesichtswinkel entfällt, wie gewisse Phänomene bei anderen Tiergruppen, und z. B. deutlich verwandtschaftliche Züge erkennen läßt zum Vogelzuge und zu den Saisonlethargie-Zuständen bei Säugetieren, Reptilien und Amphibien.

Uebersicht der wichtigsten Literatur.

1. Lehrbücher, zusammenfassende Werke.

1826—28. **Kirby, W.**, *and* **Spence, W.**, *An introduction to entomology. London, 4 vol. — Einleitung in die Entomologie, 1833.*

1828. **Straus-Durkheim**, *Considérations générales sur l'anat. comp. des animaux articulés (Melolontha vulgaris). Paris.*

1832. **Burmeister, H.**, *Handbuch der Entomologie. Berlin.*

1834. **Lacordaire, Ph.**, *Introduction à l'entomologie. Paris, 2 vol. et atlas.*

1839. **Newport**, *Insecta, in Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. London, 2 vol.*

1839—40. **Westwood, J. O.**, *An introduction to the modern classification of Insects. London, 2 vol.*

1846. **Siebold** *und* **Stannius**, *Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin.*

1855. **Leydig, Fr.**, *Zum feineren Bau der Arthropoden. Müllers Arch.*

1857—81. **Milne-Edwards, H.**, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée. Paris, 14 vol.*

1863. **Gerstäcker**, *Handbuch der Zoologie, Bd. 2, Arthropoden. Leipzig.*

1863. **Schaum, H.**, *Ueber die Zusammensetzung des Kopfes und die Zahl der Abdominalsegmente bei den Insekten. Arch. f. Naturgesch., Bd. 1.*

1876. **Blanchard, A.**, *Les Insectes. Métamorphoses, moeurs et instincts. 7. éd. Paris.*

1877—79. **Graber**, *Die Insekten. München, 3 Bde.*

1878. **Gegenbaur**, *Grundriß der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl., Leipzig.*

1878. **Huxley, T. H.**, *Manual of the anatomy of invertebrated animals.*

1879—1908. **Fabre**, *Souvenirs entomologiques. Sér. 1—10.*

1879—81. **Gerstäcker**, *in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5, Gliederfüßler.*

1888. **Comstock, J. H.**, *An introduction to entomology. Ithaca N. Y.*

1893. **Kolbe, H. J.**, *Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin.*

1895. **Comstock, J. H.**, *and* **Kellogg, V. L.**, *Elements of Insect anatomy.*

1895. **Miall, L. C.**, *The natural history of aquatic Insects. London.*

1895. **Heymons, Richard**, *Die Segmentierung des Insektenkörpers. Berlin.*

1899. — *Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zool. Centralbl., Jahrg. 6.*

1899. **Janet, Ch.**, *Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte. Paris.*

1899—1901. **Sharp, David**, *Insecta. 2 vol. in Cambridge Natural History.*

1901. **Verhoeff, K.**, *Beiträge zur vergl. Morphologie des Thorax der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden. Nova Acta, Bd. 81.*

1902. **Comstock** *and* **Kochi**, *The skeleton of the head of Insects. Amer. Nat., Vol. 36.*

1903. **Carpenter**, *On the relationships between the classes of Arthropoda. Proc. R. Irish Acad., Vol. 24.*

1903. **Packard, A. S.**, *Text-book of entomology. 2. ed., London and New York.*

1904. **Henneguy, F.**, *Les Insectes. Paris.*

1905. **Kellogg, V. L.**, *American Insects. New York.*

1906. **Folsom, J. W.**, *Entomology, with special reference to its biological and economic aspects. London.*
1909. **Berlese, A.**, *Gli Insetti. Milano.*
1910. **Houlbert, C.**, *Les Insectes. Anatomie et physiologie générales. Paris.*
1910. **Needham**, *General biology. Ithaca, New York, the Comstock Publishing Co.*
1911. **Göldi, E. A.**, *Das die Staatenbildung bei Insekten regulierende Naturgesetz. Revue Suisse de Zoologie, T. 19.*
1911. **Marchal, P.**, *Physiologie des Insectes. Dict. de Physiol., Paris.*
1912—14. **Schröder, Chr.**, *Handbuch der Entomologie. Jena.*
1913. **Wytsman, P.**, *Genera Insectorum. Bruxelles.*

2. Mundteile.

Becher, E., *Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschr. Akad. Wiss., Bd. 45, 1882.*
Behnke, A., *Studien über die Entwickelung der Mundwerkzeuge der Hymenopteren. Berlin 1896.*
Blanchard, E., *De la composition de la bouche dans les insectes de l'ordre des Diptères. C. R. Acad. Sc., T. 31, 1850.*
Boas, J. E. V., *Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malacostraken. Morphol. Jahrb., Vol. 8, 1883. [Begründung der Spaltfuß-Theorie.]*
Börner, C., *Mundgliedmaßen des Opisthogoneata. Sitzber. Ges. nat. Fr. Berlin, 1903. — Die Beingliederung der Arthropoden. Ibid. — Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Zool. Anz., Bd. 34, 1909.*
Breitenbach, W., *Untersuchungen an Schmetterlingsrüsseln. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 15, 1878. — Jenaische Ztschr., Bd. 15, 1882.*
— *Ueber die Anatomie und die Funktionen der Bienenzunge. Arch. f. Naturg., Jahrg. 52, 1886.*
Breithaupt, P. F., *Ueber die Anatomie und die Funktionen der Bienenzunge. Ibid. — Inaug.-Diss., Leipzig 1886.*
Briant, *On the anatomy and functions of the tongue of the honeybee. Linn. Soc. London, Vol. 17, 1884.*
Brullé, A., *Recherches sur les transformations des appendices dans les Articulés. Ann. Sc. nat., (3) T. 2, 1844.*
Bugnion, E., *Les pièces buccales et le pharynx d'un Staphylin de Ceylan. Rev. Suisse de Zool., Genève, T. 19, 1911.*
— *Les pièces buccales des Hémiptères (1. partie). Arch. Zool. exp., T. 7, Paris 1911.*
Butler, H., *The labium of the Odonata. Trans. Amer. Ent. Soc., Vol. 30, 1904.*
Burmeister, H., *Ueber die Mundbildung von Pediculus. Linnaea entom., Bd. 2, 1835.*
Chapman, Th. A., *On a lepidopterous pupa (Micropteryx purpurella) with functionally active mandibles. Trans. Ent. Soc. London, 1893.*
Chatin, J., *Recherches morphologiques sur les pièces mandibulaires, maxillaires et labiales des Hyménoptères. Paris 1887. — La mâchoire des Insectes. Paris, Baillière, 1 vol., 1897. — Résumé dans Zool. Centralbl., 4. Jahrg.*
Cholodkovsky, N., *Ein Wort über die Mundteile der Pediculiden. Zool. Anz., Bd. 28, 1905.*
Cragg, F. W., *Studies on the mouth-parts and sucking apparatus in the blood-sucking Diptera. Sci. Mém. med. Ind., Calcutta, No. 54. 55, 1912.*
Demoll, R., *Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 92, 1909.*
Dewitz, H., *Die Mundteile der Larve von Myrmeleon. Sitz. Ges. naturf. Fr., 1881.*
Dimmock, G., *The anatomy of the mouth-parts of some Diptera. Diss. (Leipzig), Boston 1881.*
Gazagnaire, *Lèvre supérieure des Syrphides. C. R. Acad. Sc. Paris, 1883.*
Geise, O., *Mundteile der Rhynchoten. Arch. f. Naturg., Bd. 49, 1883.*
Gerstfeldt, *Ueber die Mundteile der saugenden Insekten. Dorpat 1853.*
Göldi, E., *Zur vergleichenden Morphologie der Mundgliedmaßen bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz., Bd. 39. — Mitt. Schweiz. entom. Ges., 1912.*
Hansen, *Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz., Bd. 16, 1893.*
Hattich, E., *Ueber den Bau der rudimentären Mundwerkzeuge bei Sphingiden und Saturniden. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., 1907.*
Hilzheimer, M., *Studien über den Hypopharynx der Hymenopteren. Jena. Zeitschr., Bd. 39, 1904.*
Hoffmann, R. W., *Ueber die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von Tomocerus plumbeus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39, 1908.*

Kellogg, Vernon L., *The mouth-parts of the Lepidoptera. The Amer. Natural., Philadelphia, Vol. 29, 1895.*

Kraepelin, *Ueber die Mundwerkzeuge der saugenden Insekten. Zool. Anz., 1882.*

Langhoffer, A., *Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hymenopteren. Biolog. Centralbl., Bd. 18, 1898.*

Lucas, R., *Beiträge zur Kenntnis der Mundwerkzeuge der Trichoptera. Arch. f. Naturg., Jahrg. 59, 1893.*

Macloskie, G., *The proboscis of the house-fly. Amer. Natural., 1880.*

Marlatt, *The hemipterous mouth. Ent. Soc. of Washington, Vol. 3, 1896.*

— *The periodical Cicada. U. S. Dep. agr. Div. ent., Bull. 14 (N. S.), 1898.*

Meek W. J., *On the mouth-parts of the Hemiptera. Kansas Univ. Sc. Bull., Vol. 2, 1903 (Cicada septemdecim.).*

Meinert, *Fluernes Munddele. Trophi Dipterorum. Kjöbenhavn 1881.*

— *Die Mundteile der Dipteren. Zool. Anz., Jahrg. 5, 1882.*

Menzbier, M. A., *Ueber das Kopfskelett und die Mundwerkzeuge der Zweiflügler. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, T. 55, 1880.*

Muir and **Kershaw**, *On the homologies and mechanism of the mouth-parts of Hemiptera. — On the later embryological stages of the head of Pristhesaurus papuensis. Psyche, Vol. 18, 1911.*

Rengel, *Ueber Myrmeleon formicarius L. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1908 (Mundteile).*

Saunders, E., *On the tongues of the British Hymenoptera anthophila. Journ. of the Linn. Soc., Zool., Vol. 23, 1890.*

Savigny, J. C., *Mémoires sur les animaux sans vertèbres. I. 1. Théorie des organes de la bouche des Crustacés et des Insectes. Paris 1816.*

Schaum H., *Die Bedeutung der Paraglossen. Berlin. entom. Zeitschr., Bd. 5, 1861.*

Schiödte, *On phthiriasis and on the structure of the mouth in Pediculus. Ann. and Mag. of nat. Hist., (3) Vol. 17, 1866.*

Suffolk, W. T., *On the proboscis of the blow-fly. Monthly micr. Journ., 1869.*

Smith, J. B., *A contribution toward the knowledge of the mouth-parts of the Diptera. Trans. Amer. Entom. Soc., Vol. 17, 1890. — The structure of the Hemipterous mouth. Science, Vol. 19, 1892. — Mouth parts of Insects. Trans. Amer. Philos. Soc., Vol. 3.*

Spaulding, J., *The bee's tongue and glands connected with it. Amer. Natural., Amer. monthly micr. Journ., 1881.*

Stummer-Traunfels (R. v.), *Vergleichende Untersuchungen über die Mundwerkzeuge der Thysanuren und Collembolen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 100, 1891.*

Trägårdh, J., *Ueber die cephalo-pharyngealen Skeletteile und den Pharynx der Fliegenlarve Ephydra riparia. Zool. Anz., Bd. 25, 1902.*

Treviranus, *Ueber die Saugwerkzeuge der Insekten. Vermischte Schriften, Bd. 2, 1816.*

Verhoeff, K., *Ueber vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten. Nova Acta, Halle, Bd. 84, 1904.*

Walther, A., *Zur Morphologie der Schmetterlingsmundteile. Dorpat 1885. — Jena. Zeitschr., Bd. 18, 1888.*

Wedde, H., *Beiträge zur Kenntnis des Rhynchotenrüssels. Arch. f. Naturg., Jahrg. 51, 1885. — Der Saugapparat der Phytophthiren. Zool. Anz., 1886.*

3. Beine.

Bordage, *On the probable mode of formation of the femur and trochanter in Arthropods. Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 3, 1899.*

Chatanay, J., *Sur le tarse des Dytiscides. Ann. Soc. entom. Fr., 1910.*

Dahl, *Beiträge zur Kenntnis des Beines und der Funktionen der Insektenbeine. Inaug.-Diss. Kiel, 1884.*

Dewitz, H., *Ueber den Kletterapparat der Insekten. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1882. — Zool. Anz., Bd. 6, 1883, und Bd. 8, 1885. — Entom. Nachr., Jahrg. 10, 1884.*

Emery, C., *Fortbewegung von Tieren an senkrechten und überhängenden glatten Flächen. Biol. Centralbl., Bd. 4, 1884.*

Goossens, T., *Les pattes des Chenilles. Ann. Soc. ent. France, T. 7, 1887.*

Grünberg, *Die Homologie des Trochanters bei Chilopoden und Insekten. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1903.*

Janet, Ch., *Sur l'organe de nettoyage tibio-tarsien de Myrmica rubra. Ann. Soc. ent. Fr., 1895.*

Lowne, B., *On the so-called suckers of Dytiscus and the pulvilli of Insects. Trans. R. Micr. Soc., 1871.*

de Meijere, *Ueber das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden. Zool. Jahrb., Bd. 14, 1901.*

Simmermacher, G., *Untersuchungen über Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. Zool. Anz., Bd. 7, 1884. — Z. f. wiss. Zool., Bd. 40, 1884.*

Törne, O., *Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 29, 1910.*

Walton, *The basal segment of the Hexapod leg. Amer. Natural., Vol. 34, 1900.*

4. Abdominalanhänge.

Davis, H., *Notes on the pygidia and cerci of Insects. Journ. R. Micr. Soc., Vol. 2, 1879.*

Haase, E., *Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morph. Jahrb., Bd. 15, 1889.*

Heymons, R., *Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei Insekten. Morph. Jahrb., 1896. — Biol. Centralbl., Bd. 16, 1896.*

— Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihrer Larven. Ann. natur.-hist. Hofmus., Bd. 19, 1904.

Klapalek, F., *Ueber die Gonopoden der Insekten. Zool. Anz., Bd. 27, 1904.*

Packard, A., *The caudal styles of Insects (abdominal antennae). Amer. Natur., Vol. 4, 1871.*

Verhoeff, K., *Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. Zool. Anz., Bd. 26, 1902. — Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1903. — Nova Acta, Bd. 81.*

5. Flügelgeäder.

Brongniart, Ch., *Recherches pour servir à l'histoire des Insectes fossiles des temps primaires, précédée d'une étude sur la nervation des ailes des Insectes. Paris 1893.*

Comstock, J. H., *On the homologies of the wing-veins of Insects. Amer. Natural., Vol. 21, 1887.*

— The venation of the wings of Insects. Ithaca 1895.

— and **Needham**, *The wings of Insects. Amer. Natural., Vol. 32—33, 1898/99.*

Dürcken, *Die Tracheenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 87, 1907.*

Ernst, Ad., *Ueber Insektenflügel. Nova Acta K. Leop.-Carol. Akad., 1880.*

Kellogg, V. L., *The Ephemeridae and venation nomenclature. Psyche, Vol. 7, 1895.*

— American Insects, 1905, Cap. 14 (Flügelgeäder).

Morgan (Anna Haven), *Homologies in the wing-veins of may-flies. Ann. Ent. Soc. of Amer., 1912.*

Needham, J. G., *A genealogic study of dragon-fly wing-venation. Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 26, 1903.*

Redtenbacher, J., *Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. Ann. k. k. naturhist. Hofmus. Wien, Bd. 1, 1886.*

Spuler, A., *Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 53, 1892.*

Woodworth, C. W., *The wing veins of Insects. Contr. from the zool. Lab. at Harvard College, 1906.*

6. Integument. Duftschuppen, Haut und Wachsdrüsen.

Baer, M., *Ueber Bau und Farben der Flügelschuppen der Tagfalter. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 65, 1899.*

Bemmelen, J. F. van, *Ueber die Entwickelung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln. Tijd. nederland. Dierkund. Ver. (2), 1889.*

Bertkau, Ph., *Duftapparate heimischer Lepidopteren. Verh. Naturhist. Ver. preuß. Rheinl., Bd. 14, 1887.*

Bonnome, L., *La sécrétion de la chitine chez les Coléoptères carnivores. C. R. Ass. fr. Avanc. Sc., T. 40, (Dijon) 1911.*

Borgert, H., *Die Hautdrüsen der Tracheaten, Jena 1891.*

Breslau, E., *Das Wachs und die Organe der Wachsbereitung bei der Honigbiene. Kosmos, Stuttgart, Bd. 4, 1907.*

Bugnion, E., *et* **Popoff, N.**, *Les glandes cirières de Flata marginella. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., T. 63, 1907.*

Carlet, G., *Sur la sécrétion de la cire chez l'Abeille. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 110, 1890.*

— La cire et ses organes sécréteurs. Le Naturaliste, 1891.

Chatin, M. J., *Sur l'origine et la formation du revêtement chitineux chez les larves de Libellules. C. R. Acad. d. Sc., 1892.*

— La cellule épidermique des insectes; son paraplasma et son noyau. Ibid., T. 120, 1895.

Cholodkovsky, N., *Entomologische Miszellen. Zur Kenntnis der wachsbereitenden Drüsen der Chermesarten. Zool. Jahrb., 1904.*
Combes, P., *Les glandes à parfum des Lépidoptères. Le Cosmos, N. S. T. 53, 1904.*
Coste, F. H. P., *On Insect colours. Nature, Vol. 45.*
Dalla Torre, K. v., *Die Duftapparate der Schmetterlinge. Cosmos, Bd. 17, 1885.*
Deegener, P., *Das Duftorgan von Hepialus und Phassus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 71, 1902, und Bd. 78, 1905.*
Dreyling, L., *Ueber die wachsbereitenden Organe der Honigbiene. Zool. Anz., Bd. 26, 1903, und Bd. 27, 1904. — Zool. Jahrb., Bd. 22, 1905. — Id. bei Hummeln und Trigonen. Zool. Anz., Bd. 29, 1905.*
Dreyer, A., *Ueber die Form, Struktur, Entwickelung und Farben der Schuppen der Großschmetterlinge. Jahrb. St. Gall. nat. Ges., 1905/06.*
Hagen, H. A., *On the color and pattern of Insects. Proc. Amer. Acad. Arts, Vol. 17. — Cosmos, Bd. 13, 1883.*
Koschevnikov (G. A.), *Zur Kenntnis der Hautdrüsen der Apidae und Vespidae. Anat. Anz., Bd. 15, 1899.*
Kulagin, N., *Structure des glandes cutanées du ver à soie. Inst. agronom. de Moscou, 1897 (résumé en français). — Zool. Centralbl., Jahrg. 4.*
Künkel d'Herculais, J., *De la mue chez les Insectes. C. R. Acad. Sc., 1899.*
Linden (M. von), *Le dessin des ailes des Lépidoptères. Rech. sur son évolution. Ann. Sc. nat., (8) T. 14, 1902.*
Minchin, E. A., *Note on a new organ, and on the structure of the hypodermis in Periplaneta orientalis. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 24, 1888.*
Müller, Fritz, *Ueber Schmetterlingsdüfte. Kosmos, Bd. 1 u. 2, 1887.*
— *Duftwerkzeuge verschiedener Schmetterlinge. Arch. Mus. nac. Rio de Janeiro, Vol. 2, 1877; Vol. 3, 1878. — Ent. Nachr., Jahrg. 4, 1878.*
— *Duftapparat an der Basis des Abdomens von Sphinx convolvuli, ligustri, etc. Proc. Ent. Soc. London, 1878.*
Pictet, A., *Variation des papillons. Mécanismes de l'albinisme et du mélanisme. Arch. Sc. phys. Genève, 1910.*
Plotnikow, W., *Ueber die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 76, 1904.*
Semper, C., *Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 8, 1857.*
Thomas, M. B., *The androconia of Lepidoptera. Amer. Natural., Vol. 27, 1893.*
Tower, W. L., *Observations on the changes in the hypodermis and cuticula of Coleoptera during ecdysis. Biol. Bull., Vol. 10, 1906.*
Verson, E., *Hautdrüsensystem bei Bombyciden. Zool. Anz., 1889.*
— *Di una serie di nuovi organi escretori scoperti nel filugello. R. Staz. bac. di Padova, 1890.*
— *Beitrag zur näheren Kenntnis der Häutung und der Häutungsdrüsen bei Bombyx mori. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 97, 1910.*
Weismann, A., *Ueber Duftschuppen. Zool. Anz., Bd. 1, 1878.*

7. Nervensystem.

Alten, H. v., *Phylogenie des Hymenopterengehirns. Jena. Zeitschr., Bd. 46, 1910.*
Bellonci, G., *Sur la structure des lobes olfactifs dans les Arthropodes et les Vertébrés. R. Acc. Lincei, (3) Vol. 13, 1882. — Arch. ital. Biol., T. 3.*
— *Intorno al ganglio ottico degli Arthropodi superiori. Int. Monatsschr., Bd. 3, 1886. — Bull. Soc. entom. ital., Vol. 19, 1887.*
Benedicenti, A., *Recherches histologiques sur le système nerveux central et périphérique du Bombyx mori. Arch. ital. de Biol., T. 24, 1895.*
Berger, *Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien und Triest, Bd. 1, 1878.*
Bethe, *Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Arch. f. ges. Physiol., 1897.*
Binet, A., *Sur la chaîne nerveuse sousintestinale du Hanneton. C. R. Soc. Biol., T. 3, 1891.*
— *Organisation d'un ganglion thoracique. Ibid.*
— *Structure d'un ganglion abdominal. Ibid., T. 4, 1892. — Le nerf alaire. Ibid.*
— *Les racines du nerf alaire. C. R. Acad. Sc., T. 114.*
— *Système nerveux sous-intestinal des Insectes. Journ. Anat. et Phys., T. 30, 1894.*
Blanchard, E., *Recherches anatom. et zoolog. sur le système nerveux des animaux sans vertèbres. Paris 1846.*
— *Du système nerveux des Insectes. Ann. Sc. nat., (3) T. 5.*
— *Du grand sympathique chez les animaux articulés. Ibid., (3) T. 15, 1858.*

Bordas, L., *Contribution à l'étude du système nerveux sympathique sous-intestinal ou stomatogastrique des Orthoptères. Bull. Sc. France et Belg., T. 33, 1900.*
— *Le système nerveux sous-intestinal des Phyllies. Trav. sc. Univ. Rennes. Bull. Soc. méd. Sc. Ouest, T. 15, 1906.*
Böttger, O., *Das Gehirn eines niederen Insektes (Lepisma saccharina). Jena. Zeitschr., Bd. 46, 1910.*
Brandt, J. F., *Bemerkungen über die Mund-, Magen- oder Eingeweidenerven der Evertebraten. Mém. Acad. St. Pétersbourg, T. 3, 1835.*
Brandt, E., *Recherches anatom. et morpholog. sur le système nerveux des Insectes hyménoptères. C. R. Acad. Sc. Paris, 1875.*
— *Ueber das Nervensystem der Apiden. Sitzungsber. d. Naturf. Ges. in Petersburg, Bd. 7, 1876.*
— *Ueber das Nervensystem der Schmetterlingsraupen. Verh. russ. ent. Ges., Bd. 10, 1877.*
— *Ueber das Nervensystem der Wespen. Hor. Soc. ent. Ross., Bd. 14, 1878.*
— *Ueber das Nervensystem der Fächerflügler (Strepsiptera). Ebenda.*
— *Ueber das Nervensystem der Laufkäfer (Carabidae). Ebenda.*
— *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hemipteren.*
— *Vergleichend-anatomische Skizze des Nervensystems der Insekten. Ebenda, Bd. 15, 1879.*
— *Ueber das Nervensystem der Wasserjungfer (Odonata). Ebenda.*
— *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren,*
— — *der Lepidopteren, Ebenda. — der Zweiflügler (Diptera), Ebenda. — der Käfer, Ebenda.*
— — *der Dipterenlarven. Zool. Anz., Bd. 5, 1882.*
Bugnion, E., et Popoff, N., *Le système nerveux et les organes sensoriels du Fulgore tacheté des Indes et de Ceylon (Fulgora maculata). Journ. f. Psych. u. Neurol. Leipzig, Festschr. für Forel, 1908.*
Burger, D., *Ueber das sogenannte Bauchgefäß der Lepidopteren nebst einigen Bemerkungen über das sogenannte sympathische Nervensystem dieser Insektenordnung. Niederländ. Arch. f. Zool., Bd. 3, 1876.*
Cattie, J. Th., *Beiträge zur Kenntnis der Chorda supraspinalis der Lepidoptera und des zentralen, peripherischen und sympathischen Nervensystems der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 35, 1881.*
Chatin, J., *Recherches histologiques et morphologiques sur le grand sympathique des Insectes. Bull. Soc. philomathique, 1879.*
— *Sur les noyaux d'origine du stomato-gastrique chez les Insectes. Bull. Soc. philomath. Paris, T. 7, 1883.*
Cholodkowsky, N., *Zur Frage über den Bau und über die Innervation der Blattiden. Horae Soc. ent. Ross., Bd. 16, 1881.*
— *Ueber die Entwickelung des zentralen Nervensystems bei Blatta germanica. Zool. Anz., Jahrg. 14, 1891.*
Cuccati, G., *Sulla struttura del ganglio supraesofageo di alcuni Ortotteri. Bologna.*
— *Intorno alla struttura del cervello della Somomya erythrocephala. Bull. Soc. Entom. Ital., Vol. 19, 1887. — Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888.*
Dietl, *Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 27, 1876. — Wiener Sitzungsber., 1878.*
Dujardin, F., *Mémoire sur le système nerveux des Insectes. Ann. d. Sc. nat., (3) T. 14, 1850.*
Escherich, K., *Zur Entwickelung des Nervensystems der Musciden, mit besonderer Berücksichtigung des sogenannten Mittelstranges. Zeitschr. f. wiss. Zool, Bd. 71, 1902.*
Faivre, *Du cerveau des Dytisques considéré dans ses rapports avec la locomotion. Ann. Sc. nat., Zool., (4) T. 8, 1857.*
— *Études sur les fonctions et les propriétés des nerfs crâniens chez les Dytisques. C. R. Acad. Sc., T. 45, 1857.*
— *De l'influence du système nerveux sur la respiration des Dytisques. Ann. Sc. nat., (4) T. 13, 1860.*
— *Recherches sur les propriétés des nerfs et des muscles de la vie organique chez un insecte (Dytiscus). Ibid., (4) T. 17, 1862.*
— *Recherches expérimentales sur la distinction de la sensibilité et de l'excitabilité dans les diverses parties du système nerveux d'un insecte, le Dytiscus marginalis. Ann. Sc. nat., Zool., 1864.*
— *Expériences sur le rôle du cerveau dans l'ingestion chez les insectes et sur les fonctions du ganglion frontal. Mém. Soc. Biol., (3) T. 5, 1864.*
Feyer, O., *Die metembryonale Entwickelung des Nervensystems bei Agelastica alni. Diss. Berlin, 1912.*
Flögel, *Ueber den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, Suppl., 1877.*

Forel, A., *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. V. intern. Zool. Kongreß Berlin 1901. — München 1907.*
Haller, B., *Ueber den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. mikr. Anat., Bd. 65, 1905.*
— *Ueber das Bauchmark. Jena. Zeitschr., Bd. 46, 1910.*
— *Weitere Beiträge zur Lehre von der Kontinuität des Nervensystems. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76, 1910.*
Hamann, *Ueber das Centralnervensystem von Leptoderus Hohenwarti Schmidt. Sitzungsberichte Ges. nat. Fr. Berlin, 1897.*
Hammar, A. G., *On the nervous system of the larva of Corydalis cornuta. Ann. Ent. Soc. Amer., Vol. 1, 1908. — Ref. Zool. Centralbl., Vol. 17, 1910.*
Henneguy et **Binet**, *Contribution à l'étude microscopique du système nerveux larvaire du Stratiomys longicornis. Ann. Soc. ent. France, T. 61, 1892. — C. R. Acad. Sc., T. 114.*
— *Sur la multiplication des cellules ganglionnaires dans les centres nerveux chez les Insectes à l'état de larves et de nymphes. Bull. Soc. ent. France, 1903.*
Heymons, R., *Ueber bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken. Ein Beitrag zur Kenntnis des Eingeweidenervensystems bei den Insekten. Sitzungsber. Akad. Berlin, 1899.*
Hofer, B., *Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von Blatta. Nova Acta, Bd. 51, 1887.*
Holmgren, E., *Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. Anat. Anz., Bd. 12, 1896.*
Holste, G., *Das Nervensystem von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 96, 1910.*
Janet, Ch., *Sur les nerfs céphaliques, les corpora alata et le tentorium de la fourmi (Myrmica rubra L.). Soc. zool. de France, T. 12, 1899.*
Jonescu, C. N., *Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jena. Zeitschr., Bd. 45, 1909.*
Kenyon, C. F., *The brain of the bee. Journ. compar. Neurology, Vol. 6, 1896.*
— *The meaning and structure of the so-called mushroom-bodies of the Hexapod brain. Amer. Natur., Vol. 30, 1896.*
— *The optic lobes of the bee's brain in the light of recent neurological methods. Amer. Natur., Vol. 31, 1897.*
— *The terminology of the neurocyte or nerve-cell. Science, Vol. 7, 1898.*
Krauss, *On the nervous system of the head of the larva of Corydalis cornuta. Psyche, Vol. 4, 1884.*
Kühnle, K. F., *Untersuchungen über das Gehirn, Kopfnerven und die die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms, Forficula auricularia. Jena. Zeitschr., Bd. 50, 1913.*
Köstler, M., *Ueber das Eingeweidenervensystem von Periplaneta orientalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 39, 1883.*
Künckel-Herculais, J., *Recherches morphologiques et zoologiques sur le système nerveux des Insectes diptères. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 89, 1879.*
— *Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris 1875—78. Atlas 1882.*
— et **Gazagnaire**, *Rapport du cylindraxe et des cellules nerveuses périphériques avec les organes des sens chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 92, 1881.*
Langendorff, O., *Studien über die Innervation der Atembewegungen. 6. Das Atmungszentrum der Insekten. Arch. Anat. Physiol., Phys. Abt., 1883.*
Lemoine, *Sur le système nerveux du Phylloxera. C. R., T. 101, 1885.*
Liénard, V., *Constitution de l'anneau oesophagien. Arch. de Biol., T. 1. — Bull. Acad. Roy. Belg., (2) T. 49, 1880.*
Mark, E., *The nervous system of Phylloxera. Psyche, Vol. 2, 1879.*
Michels, H., *Nervensystem von Oryctes nasicornis im Larven-, Puppen- und Käferzustande. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 34, 1880.*
Monti, Rina, *Sur les relations mutuelles entre les éléments dans le système nerveux central des Insectes. Arch. d'Anat. micr. T. 15, 1913.*
Mueller, J., *Ueber ein eigentümliches dem Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insekten. Nova Acta, 1828.*
Newport, G., *On the nervous system of the Sphinx ligustri. Phil. Trans., Vol. 122—124, 1832—34.*
Newton, E. T., *On the brain of the cockroach. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 19, 1879.*
— *On a new method of constructing models of the brains of Insects. Journ. Queckett Micr. Club, 1879.*
Packard, A., *The brain of the Locust. 2[d] Rep. of the U. S. Entom. Com., 1880.*
— *The eyes brain of Cermaria forceps. Amer. Natur., 1881.*

Pawlowa, Mary, *Zum Bau des Eingeweidenervensystems der Insekten. Zool. Anz., Jahrg. 18, 1895.*
Pierantoni, U., *Sistema nervoso stomogastrico degli Ortotteri saltatori. Atti R. Accad. Napoli, (2) Vol. 10, 1900. — Boll. Soc. Nat. Napoli, Vol. 15, 1901. Ref. in Zool. Centralbl, 1902.*
Pietschker, H., *Das Gehirn der Ameise. Diss. Jena, 1910. — Jena. Zeitschr., Bd. 47, 1911.*
Rabl-Rückhard, *Studien über Insektengehirne. Arch. f. Anat., 1875.*
Radl, *Ueber den Bau und die Bedeutung der Nervenkreuzungen in Tractus opticus der Arthropoden. Sitzungsber. Böhm. Ges. Wiss. Prag, 1899.*
— *Ueber spezifische Strukturen der nervösen Zentralorgane. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1902.*
Riley, V., *The nervous system and salivary glands of Phylloxera. Psyche, Vol. 2, 1879.*
Saint-Rémy, *Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Thèse Fac. d. Sc. Paris. — Arch. Zool. exp., (2) T. 5, 1890.*
Sinety, de, *Remarques sur le système nerveux viscéral, le vaisseau dorsal et les organes génitaux des Phasmides. Bull. Soc. ent. Fr., 1899.*
Slater, *Anatomical and morphological researches on the nervous system of Insects. Entomologist, Vol. 12, 1880.*
Steiner, J., *Die Funktionen des Zentralnervensystems der wirbellosen Tiere. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, 1890.*
Studer, *Ueber Nervenendigung bei Insekten, kleine Beiträge zur Histologie der Insekten. Mitt. d. Naturf. Ges. Bern, 1874.*
Tiraboschi, *Contributo allo studio della cellula nervosa in alcuni Invertebrati e specialmente negli Insetti. Boll. Soc. zool. Roma, Anno 8, 1899.*
— *Nerve cells of Dytiscus. Journ. R. Micr. Soc. London, 1900.*
Turner, *Notes on the mushroom-bodies of the Invertebrates. Z. Bull. Boston, Vol. 2, 1899.*
v. Uexküll, J., *Der Gesamtreflex der Libellen. Centralbl. f. Physiol., Bd. 21, 1907.*
Verhoeff, K. W., *Ueber die Nerven des Metacephalsegmentes und die Insektenordnung Oothecaria. Zool. Anz., Bd. 26, 1903.*
Viallanes, H., *Notes sur les terminaisons nerveuses sensitives des Insectes. Bull. Soc. philom. Paris, (7) T. 6, 1882.*
— *Le ganglion optique de la Libellule. Ann. Sc. nat., (6) T. 18, 1884.*
— *Le ganglion optique de quelques larves de Diptères. Ibid., (6) T. 19, 1885. — Bull. Soc. philom., (7) T. 9, 1885.*
— *Sur la structure de la substance ponctuée des Insectes. Paris 1886.*
— *La structure du cerveau des Hyménoptères. Bull. Soc. philom., (7) T. 10, 1886.*
— *La structure du cerveau des Orthoptères. Ibid., (7) T. 11.*
— *Études histol. et organol. sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ann. Sc. nat., (7) T. 4, 1887. — C. R. Acad. Sc. Paris, T. 104.*
— *Sur la morphologie comparée du cerveau des Insectes et des Crustacés. C. R. Acad. Sc., T. 104, 1887.*
— *Aperçu général de l'organisation du système nerveux des Articulés. Ann. Sc. nat., (7) T. 14, 1893.*
Vignal, *Recherches histologiques sur les centres nerveux de quelques invertébrés. Arch. de Zool. expér., T. 11, 1888.*
Wagner, *Sur la structure des ganglions céphaliques des Insectes. C. R. Acad. Sc., T. 89, 1879.*
Walter, *Mikroskopische Studien über das Zentralnervensystem wirbelloser Tiere. Berlin 1863.*
Wheeler, *Neuroblasts in the Arthropodenembryo. Journ. Morph. Boston, Vol. 4, 1891.*
Will, *Vorläufige Mitteilung über die Struktur der Ganglien und den Ursprung der Nerven der wirbellosen Tiere. Müllers Arch., 1844.*
Yersin, *Recherches sur les fonctions du système nerveux dans les animaux articulés. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., 1856/57.*
— *Sur la neurophysiologie du Grillon. Soc. helv. Sc. nat. Lausanne, 1861.*
— *Mémoire sur la physiologie du système nerveux dans le Grillon champêtre. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 54, 1862.*
Ziegler, H. E., *Die Gehirne der Insekten. Naturwiss. Wochenschr., 14. Juli 1912.*

8. Sinnesorgane.

A. Augen.

Bedau, Kurt, *Das Facettenauge der Wasserwanzen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1911.*
Berger, *Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 1, 1878.*

Bert, P., *Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Arch. de Physiol., T. 2, 1869.*
Best, T., *Die Sehleistung des Facettenauges. Arch. f. Augenheilkunde, Wiesbaden, 1911.*
Brants, A., *Beitrag zur Kenntnis der einfachen Augen der gegliederten Tiere. Isis, 1840.*
Bugnion, E., et **Popoff, E.,** *Les yeux des Insectes nocturnes. C. R. Assoc. Anatomistes, 1913. — Arch. d'anatomie micr. Paris 1914.*
Carrière, J., *Die Sehorgane der Tiere. München und Leipzig 1885.*
— *Die Entwickelung und die verschiedenen Arten der Ocellen. Zool. Anz., Jahrg. 9, 1886.*
Chatin, J., *Sur la coloration des éléments optiques chez Locusta viridis. C. R. Acad. Sc., 1877. — Structure et développement des bâtonnets antennaires dans la Vanesse paon de jour. Paris 1883. — Les organes des sens dans la série animale. Paris 1883.*
Ciaccio, G. V., *De l'œil des Diptères. C. R. Acad. de Sc. de Bologne, 1875. Trad. ds. Journ. de Zool. de Gervais, T. 5, 1876.*
— *Sopra la notomia minuta degli occhi della Cloë diptera. Rend. Accad. Bologna, 1881. — Bull. Soc. ent. ital., Vol. 14. — Rev. London Micr. Soc., 1882.*
— *Figure dichiarative della minuta fabrica degli occhi dei Ditteri disposte in 12 Tavole. Bologna 1884.*
— *Della minuta fabrica degli occhi dei Ditteri. Libri tre. Mem. Accad. Bologna, (4) T. 6, 1886.*
— *Sur la forme et la structure des facettes de la cornée et sur les milieux réfringents des yeux composés des Muscides. Journ. Micr. Paris, Année 13, 1889.*
— *Degli occhi nei generi Potamanthus e Cloë della famiglia delle Ephemeridae. Rend. Accad. Sc. Bologna, 1895/96.*
Claparède, E., *Zur Morphologie des zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 10, 1860.*
Cole, L. J., *An experimental study of the image forming powers of various types of eyes. Proc. Amer. Acad. of Arts et Sc., Vol. 42, 1907.*
Demok und **Scheuring,** *Die Bedeutung der Insektenocellen. Monatsh. naturw. Unters. Leipzig, Bd. 5, 1912. — Zool. Jahrb. (Zool.), Bd. 31, 1912.*
Demoll, R., *Ueber eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge sowie über eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol., Bd. 129, 1909.*
Dietrich, W., *Ueber Doppelaugen bei Dipteren. Zool. Anz., Bd. 32, 1907.*
— *Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 92, 1909.*
Dor, H., *De la vision chez les Arthropodes. Arch. Sc. phys. et natur., T. 12, Genève 1861.*
Dujardin, F., *Sur les yeux simples ou stemmates des animaux articulés. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 25, 1847.*
Exner, S., *Ueber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss. Wien (Physiol.), 1875.*
— *Die Frage von der Funktionsweise des Facettenauges. Biol. Centralbl., Bd. 1, 1881.*
— *Das Netzhautbild des Insektenauges. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, 1889.*
— *Durch Licht bedingte Verschiebungen des Pigmentes im Insektenauge und deren physiologische Bedeutung. Ebenda.*
— *Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Wien 1891.*
Focke, W., und **Lemmermann,** *Ueber das Sehvermögen der Insekten. Abhandl. Naturw. Ver. Bremen, Bd. 11, 1890.*
Forel, A., *La vision de l'ultraviolet par les Fourmis. Rev. Sc. Paris, T. 38, 1886. — Arch. Sc. phys. Genève, (3) T. 16, 1886. — Zool. Jahrb. (Syst.), Bd. 17, 1902.*
Geyer, K., *Beitrag zur Kenntnis der Facettenaugen der Hymenopteren. Zool. Anz., Bd. 39, 1912.*
Giard, A., *Variations du nombre et de la forme des ocelles chez les Satyrides. Feuille jeun. Natural. Ann. 33, 1903.*
Girschner, E., *Einiges über die Färbung der Dipterenaugen. Berlin. entom. Zeitschr., Bd. 31, 1888.*
Gottsche, *Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Fliegen und Krebse. Müllers Arch., 1852.*
Grenacher, H., *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.*
Grützner, P., *Ueber das Sehen der Insekten. Jahresber. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Jahrg. 63, 1907.*
Günther, K., *Die Sehorgane der Larve und Imago von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 100, 1912.*
Haller, B., *Ueber die Ocellen von Periplaneta orientalis. Zool. Anz., Bd. 31, 1907.*
Hennings, C., *Sinneswahrnehmungen bei Insekten. Verh. Nat. Ver. Karlsruhe, Bd. 19, 1906.*
Hesse, R., *Ueber die sogenannten einfachen Augen der Insekten. Zool. Anz., Bd. 24, 1901.*
— *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Arthropodenauge. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 70, 1901. — Weitere Tatsachen. Ebenda, Bd. 72, 1902. — Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908.*

Heycke, E., *Wie die Insekten sehen. Allg. Zeitschr. Entom., Bd. 8, 1903.*
Hickson, *The eye and optic tract of Insects. Quart. Journ. micr. Sc., (2) Vol. 25, 1885.*
Johansen, H., *Die Entwickelung des Imagoauges von Vanessa urticae. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 6, 1893.*
Kellogg, V., *The divided eyes of Arthropoda. Stanford University California, 1898.*
Kennel, J. V., *Die Ableitung der sogenannten einfachen Augen der Arthropoden von Augen der Anneliden. Sitzungsber. Nat. Ges. Univ. Dorpat, Bd. 8, 1889.*
Kirchhoffer, O., *Untersuchungen über eucone Käferaugen. Sitzungsber. Ges. nat. Fr. Berlin, 1905.*
— *Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. f. Biontol., Bd. 2, 1908.*
— *Die Entwickelung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von Dermestes vulpinus. Arch. f. Naturg., Bd. 76, 1910.*
Kramer, P., *Der Farbensinn der Bienen. Schweiz. Bienenzeit., 1880.*
Kühne, W., *Eine Beobachtung über das Leuchten der Insektenaugen. Unters. Physiol. Inst. Heidelberg, Bd. 1, 1877.*
Landois, H., *Die Raupenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 16, 1866.*
— *und* **Thelen, W.**, *Zur Entwickelungsgeschichte der facettierten Augen von Tenebrio molitor L. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 17, 1867.*
Leuckart, R., *Organologie des Auges: Arthropoden. Graefe u. Saemisch, Handb. der ges. Augenheilk., Bd. 2, 1875.*
Leydig, Fr., *Vom Bau des tierischen Körpers. Zur vergleichenden Anatomie des Nervensystems und der Sinnesorgane der Würmer und Arthropoden. Tübingen 1864.*
— *Das Auge der Gliedertiere. Neue Untersuchungen. Tübingen 1864.*
Link, E., *Ueber die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren. Zool. Jahrb., Morph., Bd. 27, 1908/09.*
Lowne, B., *On the modifications of the simple and compound eyes of Insects. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 169, 1878.*
— *On the structure and functions of the eyes of Arthropoda. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 35, 1883.*
— *On the compound vision and the morphology of the eye in Insects. Trans. Linn. Soc. London, 1884.*
— *On the structure of the retina of the blow-fly (Calliphora erythrocephala). Journ. Linn. Soc. London, Vol. 20, 1889.*
Mallock, A., *Insect sight and the defining power of composite eyes. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 55, 1894.*
Mark, E. L., *Single eyes in Arthropods. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 13, 1887.*
Müller, Joh., *Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtsinnes. Leipzig 1826.*
— *Ueber die Augen des Maikäfers. Meckels Arch., 1829.*
— *Sur la structure des yeux du Hanneton. Ann. Sc. nat., T. 18, 1829.*
Notthaft, J., *Ueber die Gesichtswahrnehmungen vermittelst des Facettenauges. Abhandl. Senckenberg. Naturf. Ges., Bd. 12, 1880. — Kosmos, Bd. 18, 1886.*
Nüssli, J., *Ueber den Farbensinn der Bienen. Schweiz. Bienenzeitung, 1879.*
Pankrath, O., *Das Auge der Raupen und Phryganidenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49, 1890.*
Parker, G. H., *The histology and development of the eye in the Lobster. Bull. Mus. Harvard Coll., Vol. 20, 1890; Vol. 21, 1891.*
Patten, W., *Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. 6, 1886. — Zool. Anz., Jahrg. 10, 1887.*
— *Studies on the eyes of Arthropods. 1) Development of the eyes of Vespa with observations on the ocelli of some Insects. Journ. of Morph. Boston, Vol. 1, 1887. 2) Eyes of Acilius. Ibid. Vol. 2, 1888.*
— *Is the ommatidium a hair-bearing sense bud? Anat. Anz., Bd. 5, 1890.*
Perraud, J., *Sur la perception des radiations lumineuses chez les papillons nocturnes; l'emploi des lampes pièges. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 56, 1904.*
Phillips, E. F., *Structure and development of the compound eye of the honey bee. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia, Vol. 57, 1905.*
Plateau, E., *Recherches expérimentales sur la vision chez les insectes. Bull. Acad. Belg., (3) T. 10—16, 1885—88.*
Poletajeff, N., *Ueber die Ocellen und ihr Sehvermögen bei den Phryganiden. Horae Soc. Ent. Ross., T. 18, 1884.*
Radl, E., *Étude sur les yeux doubles des Arthropodes. Arch. Soc. Entom. Bohemiae, T. 3, 1906.*
— *Ueber rudimentäre Punktaugen bei den Tipulidae. Bull. Acad. Prague, Année 11, 1906.*
Redikorzew, W., *Das Auge von Embia taurica. Revue entom. russe, T. 7, 1908.*
— *Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 68, 1900.*

Reitzenstein, W., *Untersuchungen über die Entwickelung der Stirnaugen von Periplaneta orientalis und Cloëon. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 21, 1904.*
v. Rosen, K., *Studien am Sehorgan der Termiten. Zool. Jahrb., 1913.*
Ruete, *Ueber die Einheit des Prinzips im Bau der Augen bei verschiedenen Tierklassen und besonders über das Sehen der Insekten mit polyedrischen Augen. Leipzig 1861.*
Schafer, D. S., *Structure of the divided eyes. Washington Acad., Vol. 8, 1907.*
Schmidt, Osc., *Die Form der Kristallkegel im Arthropodenauge. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, Suppl., 1878.*
Schultze, M., *Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.*
Seiler, W., *Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 22, 1905.*
de Serres, M., *Mémoires sur les yeux composés et les yeux lisses des Insectes. Montpellier 1813. Uebers. von Dieffenbach, Berlin 1826.*
Spitta, E. J., *On some experiments relating to the compound eyes of Insects. London, J. micr. Club, (2) Vol. 9, 1906.*
Stefanowska, Micheline, *La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes. Rec. zool. Suisse, 1890.*
Strohm, K., *Die zusammengesetzten Augen der Männchen von Xenos rossii. Zool. Anz. Bd. 36, 1910.*
Viallanes, H., *Recherches anat. et physiol. sur l'œil composé des Arthropodes. Ann. Sc. nat., (7) T. 13, 1892.*
Vigier, P., *Sur la présence d'un appareil d'accommodation dans les yeux composés de certains Insectes. C. R. Acad. Sc., T. 138, 1904.*
— *Sur la réception de l'excitant lumineux dans les yeux composés des Insectes (Muscides). C. R. Acad. Sc., T. 145, 1907. — Sur les terminaisons photoréceptrices. Ebenda.*
— *Sur l'existence réelle et le rôle des appendices piriformes des neurones. Le neurone périoptique des Diptères. C. R. Soc. Biol., T. 64, 1908.*
— *Sur les rapports des éléments photo-récepteurs de l'œil composé avec les ganglions optiques. C. R. Soc. Biol., T. 66 (1), 1909.*
— *Mécanisme de la synthèse des impressions lumineuses recueillies par les yeux composés des Diptères. C. R. Acad. Sc., 1909.*
Wagner, R., *Einige Bemerkungen über den Bau der zusammengesetzten Augen. Arch. f. Nat., Jahrg. 1, 1835.*
Watase, S., *On the morphology of the compound eyes in the Arthropoda. Stud. biol. labor. Johns Hopkins Univ., Vol. 4.*
— *Insect life, Vol. 2. — Ann. and Mag. Nat. Hist., (6) Vol. 6, 1890.*
Will, F., *Beitrag zur Kenntnis der einfachen Augen mit facettierter Hornhaut. Leipzig 1848.*
Willem, V., *Les yeux et les organes post-antennaires des Collemboles. Ann. Soc. entom. Belgique, T. 41, 1897.*
Xambeu, P., *Organes visuels des Coléoptères cavernicoles. Bull. Soc. entom. Fr., 1906.*
Zavřel, J., *Die Augen einiger Dipterenlarven und -puppen. Zool. Anz., Bd. 31, 1907.*
— *Untersuchungen über die Entwickelung der Stirnaugen (Stemmata) von Vespa. Sitzungsber. K. Böhm. Ges. Wiss., Bd. 13, 1902.*
Zimmer, C., *Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, 1898.*

B. Gehör- und Chordotonalorgane.

v. Adelung, N., *Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Inaug.-Diss., Leipzig 1892.*
Bolles Lee, A., *Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 23, 1883.*
— *Les organes chordotonaux des Diptères et la méthode du chlorure d'or. Recueil zool. Suisse, T. 1, 1884.*
— *Les balanciers des Diptères, leurs organes sensifères et leur histologie. Rec. zool. Suisse, T. 2, 1885.*
Brunner v. Wattenwyl, C., *Ueber die äußeren Gehörorgane der Orthopteren. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 24, 1874.*
Claus, C., *Ueber die von Lespès als Gehörorgane bezeichneten Bildungen der Insekten. Müllers Archiv, 1859.*
Fischer, E., *Das Gehörvermögen der Raupen. Insektenbörse, Jahrg. 19, 1902.*
Goureau, *Mém. sur les balanciers des Diptères. Ann. Soc. entom. Fr., 1843.*
Graber, V., *Bemerkungen über die Gehör- und Stimmorgane der Heuschrecken und Cicaden. Wiener Sitzungsber., Bd. 66, 1872.*
— *Ueber Gehörorgane der Insekten. Tagebl. 48. Naturf.-Vers. Graz, 1875.*

Graber, V., *Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Bd. 36, 1875.*
— *Die abdominalen Tympanalorgane der Cicaden und Gryllodeen. Ebenda.*
— *Die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, Bd. 36, 1876.*
— *Ueber neue otocystenartige Sinnesorgane der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 16, 1878.*
— *Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 20, 1882.*
Hensen, V., *Ueber das Gehörorgan von Locusta. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 16, 1866.*
Herbig, C., *Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von Gryllus domesticus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61, 1903.*
Hicks, *On a new organ in Insects. Journ. Linn. Soc. London, Vol. 1, 1857.*
— *Further remarks on the organ found on the bases of the halteres and wings of Insects. Trans. Linn. Soc. London, Vol. 22, 1857.*
Janet, C., *Sur les nerfs de l'antenne et les organes chordotonaux chez les Fourmis. Paris 1894.*
Johnston, Chr., *Auditory apparatus of the Culex mosquito. Quart. Journ. Micr. Soc., 1855.*
Jousset de Bellesme, *Rech. exp. sur les fonctions du balancier chez les Insectes diptères. Paris 1878. — C. R. Acad. Sc., T. 89, 1879.*
Landois, H., *Das Gehörorgan des Hirschkäfers. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 4, 1868.*
Lespès, Ch., *Mémoire sur l'appareil auditif des Insectes. Ann. Sc. nat., (4) T. 9, 1858.*
Loew, H., *Die Schwinger der Dipteren. Berliner entom. Zeitschr., 1858.*
Leydig, *Ueber Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Archiv f. Anat. und Phys., 1860.*
Mayer, Alf. Marshall, *Researches in acoustics. Experiments on the supposed auditory apparatus of the Culex mosquito. Amer. Journ. Sc. and Arts, (3) Vol. 8. — Amer. Nat., 1874.*
— *Ueber das Gehörorgan der Gliedertiere. Naturforscher, Jahrg. 8, 1875.*
Müller, Fr., *Beiträge zur Kenntnis der Termiten (Chordotonalorgane). Jenaische Zeitschr., Bd. 7 u. 9, 1873—75.*
Oyen, L., *Der chordotonale Sinnesapparat des Bacillus Rossii. Inaug.-Diss. Leipzig 1901.*
Paasch, *Von den Sinnesorganen der Insekten im allgemeinen, von Gehör- und Geruchsorgan insbesondere. Arch. f. Naturg., Bd. 39, 1873.*
Radl, E., *Ueber das Gehör der Insekten. Biol. Centralbl., Bd. 25, 1905.*
Ranke, J., *Beiträge zu der Lehre von den Uebergangssinnesorganen, das Gehörorgan der Acridier und das Sehorgan der Hirudineen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, 1875.*
Schmidt, O., *Die Gehörorgane der Heuschrecken. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 11, 1875.*
Schwabe, J., *Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica, Bd. 20, 1906.*
v. Siebold C. Th. E., *Ueber das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. Arch. f. Nat., Bd. 10, 1844.*
Stokes, A. C., *The sense-organs on the legs of our white Ants, Termes flavipes Science, Vol. 22, 1893.*
Weinland, E., *Beitrag zur Kenntnis des Baues des Dipterenschwingers. Inaug.-Diss., Berlin 1890.*
— *Ueber die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 51, 1891.*

C. Geschmacksorgane.

Cobelli, R., *Il senso del gusto nel Lasius emarginatus. Allg. Zeitschr. f. Entom., Bd. 7, 1902.*
Devaux, H., *Le sens du gout chez les Fourmis. Bull. Soc. philom., T. 3, 1892.*
Gazagnaire, J., *Du siège de la gustation chez les Coléoptères. C. R. Acad. Sc., T. 102. — Bull. Soc. entom. Fr., 1886. — Soc. Zool. Fr., T. 11.*
Joseph, G., *Zur Morphologie des Geschmacksorgans bei Insekten. Ber. 50. Vers. deutscher Naturf. u. Aerzte München, 1877.*
Künckel d'Herculais et **Gazagnaire**, *Siège de la gustation chez les Diptères. C. R. Acad. Sc., T. 95, 1881.*
Nagel, W., *Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1892.*
— *Vergl.-physiol. u. anat. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn. Bibl. zool., 1894.*
— *Ueber das Geschmacksorgan der Schmetterlinge. Zool. Anz., Bd. 20, 1897.*
Packard, A., *Note on the epipharynx and the epipharyngeal organs of taste in mandibulate Insects. Psyche, Vol. 5, 1889.*
Will, F., *Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 42, 1885.*

D. Andere Sinnesorgane.

Becker, E., *Zum Bau des Postantennalorgans der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 94, 1909/10.*

Böhm, L. K., *Die antennalen Sinnesorgane der Lepidopteren. Wien. Arb. Zool. Inst., 1911.*

Börner, *Ueber das Antennalorgan. III. der Collembolen. Zool. Anz., Bd. 25, 1902.*

Bugnion, E., *La structure anatomique du Trigonalys Hahni (Tyloïdes des antennes). Bull. Soc. entom. Suisse, T. 12, 1910.*

Chadima, J., *Ueber die von Leydig als Geruchsorgan bezeichneten Bildungen bei den Arthropoden. Mitt. Naturw. Ver. Steiermark, 1873.*

Chatin, J., *Rech. sur les organes tactiles des Insectes et des Crustacés, 2 vol., Paris 1884.*

Child, Ch. M., *Ein bisher wenig beobachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 58. — Zool. Anz., Jahrg. 17. — Ann. and Mag. nat. Hist., Vol. 13, 1894.*

Cottreau, J., *L'odorat chez les Insectes. La Nature, Année 34, 1905.*

Deegener, P., *Ueber ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden. Zool. Jahrb., Bd. 27, 1909.*

Dönhoff, *Experimente über den Sitz des Geruchssinnes bei der Biene. Eichst. Bienenzeitung, 1854, p. 231, und 1855, p. 44.*

Forel, A., *Études myrmécologiques en 1884 (org. sensoriels des antennes). Bull. Soc. vand., T. 20, 1885.*

— *Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes. Rec. zool. Suisse, 1886, 1887, 1888.*

— *Beiträge zur Kenntnis der Sinnesempfindungen der Insekten. Mitteil. Münchener ent. Ver., Jahrg. 2.*

— *Die Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes bei den Insekten. Verh. 5. int. Kongr. Berlin, 1902.*

— *Das Sinnesleben der Insekten. Uebers. von Maria Semon, München 1910.*

Hauser, G., *Physiologische und histiologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 34, 1880. — Arch. Zool. exp., T. 8, 1880.*

Hicks, *On a new structure in the antennae of Insects. Journ. Linn. Soc. London, Vol. 22, 1857.*

Hilton, W. A., *The body sense hairs of Lepidopterous larvae. Amer. Nat., Vol. 36, 1902.*

Hochreuther, R., *Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 103, 1912.*

Kraepelin, K., *Ueber die Geruchsorgane der Gliedertiere. Inaug.-Diss. Hamburg. — Oster-Programm des Johanneums, 1883.*

Krausse, E. H., *Die antennalen Sinnesorgane der Ameisen. Diss. Jena, 1907.*

Leydig, Fr., *Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz., 1886.*

Mayer, Paul, *Zur Lehre von den Sinnesorganen bei den Insekten. Zool. Anz., 1879.*

— *Sopra certi organi di senso nelle antenne dei Ditteri. Atti R. Accad. Lincei, 1879.*

Newport, G., *On the use of the antennae of Insects. Trans. Entom. Soc. London, Vol. 2, 1840.*

Noë, G., *Contrib. alla conoscenza del sensorio degli Insetti. Rend. Accad. Lincei, Vol. 14, 1905.*

Oestlund, O. W., *Antennal sense organs of the Aphididae. Bull. Minnesota Acad., Vol. 4, 1906.*

Perris, E., *Mémoire sur le siège de l'odorat dans les Articulés. Ann. Sc. nat., T. 14, 1850/51.*

Piéron, H., *Du rôle de l'olfaction dans la reconnaissance des Fourmis. C. R. Acad. Sc., T. 143, 1906. — C. R. Soc. Biol., T. 61, 1906.*

Plateau, F., *Exp. sur le rôle des palpes chez les Arthropodes. Bull. Soc. zool. Fr., T. 10, 1885.*

— *Une expérience sur la fonction des antennes chez la Blatte. C. R. Soc. ent. Belg., 1886.*

— *Rech. exp. sur les Arthropodes. Mém. Acad. Roy. Belgique, T. 42, 1889.*

Porter, G. J. A., *Experiments with the antennae of Insects. Amer. Natur., Vol. 17, 1883.*

vom Rath, O., *Ueber die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888.*

— *Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 61, 1896.*

Reuter, E., *Ueber den Basalfleck auf den Palpen der Schmetterlinge. Zool. Anz., 1888.*

Robineau-Desvoidy, *Sur l'usage réel des antennes chez les Insectes. Ann. Soc. ent. Fr., T. 11, 1842.*

Köhler, E., *Die antennalen Sinnesorgane von Tryxalis. Zool. Anz., Bd. 28, 1904.*
— *Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb., Bd. 22, 1905.*
— *Zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Dipteren. Zool. Anz., Bd. 30, 1906.*
Ruland, *Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888.*
Schenk, O., *Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb., Bd. 17, 1903.*
Sergi, G., *Ricerche sull' alcuni organi di senso nelle antenne delle Formiche. Riv. filos. Sc. Milano, 1891.*
Slater, J. W., *Ueber die Funktion der Antennen bei den Insekten. Frorieps Notizen, Bd. 3, 1848.*
Soulier, *Consid. sur les fonctions des antennes des Insectes. Congr. scient. Marseille, 1846/47.*
Stauffacher, H., *Das statische Organ bei Chermes coccineus. Allg. Zeitschr. Entom., Bd. 9, 1904.*
— *Zur Kenntnis des statischen Organs bei Phylloxera vastatrix. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 82, 1905.*
Viallanes, H., *Études histologiques et organologiques sur les organes des sens des animaux articulés. An. Sc. nat., 1893.*
Troschel, H., *Ueber das Geruchsorgan der Gliedertiere. Verh. Naturh. Ver. d. preuß. Rheinlande und Westfalen, Bd. 27, 1870.*
Trouvelot, L., *The use of the antennae in Insects. American Natur., Vol. 11, 1877. — Naturforscher, Jahrg. 10.*
Wasmann, E., *Die Fühler der Insekten. Stimmen aus Maria Laach, Freiburg i/B. 1891.*
Wesché, U., *Some new sense organs in Diptera. Journ. Quekett micr. Club., (2) Vol. 9, 1904.*
Wolff, *Das Riechorgan der Biene. Nova Acta Acad, Leop.-Carol., Bd. 38, 1876.*

9. Darmkanal.

Abonyi, A., *Ueber den Darmkanal der Honigbiene. Math.-nat. Ber. Ungarn, Bd. 21, 1907.*
Balbiani, E. G., *Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des Cryptops. Arch. Zool. exp., (2) T. 8, 1890.*
Beauregard, H., *Structure de l'appareil digestif des Insectes de la tribu des Vésicants. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 99, 1884. — Journ. de l'Anat., 1884.*
Bordas, L., *Anatomie du tube digestif des Hyménoptères. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 118, 1892.*
— *Considérations générales sur l'appareil digestif des Phasmidae. Bull. Mus. Paris, 1896.*
— *Appareil digestif des Blattidae. Bull. Mus. d'Hist. nat. Paris, 1896.*
— *Appareil digestif d'un Orthoptère de la famille des Gryllidae (Brachytrypes membranaceus). C. R. Acad. Sc., T. 122, 1896.*
— *L'appareil digestif des Orthoptères. Ann. Sc. nat., (8) T. 5, 1897. — C. R. Acad. Sc. Paris. — Zool. Anz.*
— *Étude sur l'anatomie et l'histologie du rectum et des glandes rectales des Orthoptères. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 126.*
— *Sur le revêtement epithélial cilié de l'intestin moyen. Bull. Soc. ent. Fr., 1900.*
— *Variations anatomiques et morphologiques présentées par le gésier chez quelques Coléoptères. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 135, 1902.*
— *Le tube digestif de la nymphe d'Acherontia atropos. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 54, 1902.*
— *Anatomie et structure histologique de l'intestin terminal de quelques Silphidae. (Silpha atrata et thoracica.) C. R. Soc. biol. Paris, T. 55, 1903. — C. R. Acad. Sc., T. 137.*
— *Anatomie et structure du tube digestif de l'Hydrophilus piceus et de l'Hydrous caraboides. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 56, 1904.*
— *L'appareil digestif des larves d'Arctiidae (Spilosoma fuliginosa). C. R. Soc. Biol. Paris, T. 56, 1904.*
— *L'intestin antérieur (jabot et gésier) de la Xylocope. Trav. scient. Univ. Rennes, T. 4. — Bull. Soc. scient. méd. Ouest, Rennes, T. 14. — C. R. Soc. Biol. Paris, T. 58, 1905.*
— *Der Kropf und Kaumagen einiger Vespidae. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 1, 1905 (übers. v. Chr. Schröder).*
— *Sur quelques points d'anatomie du tube digestif des Nepidae. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 58, 1905.*
— *Structure des coecums ou appendices filiformes de l'intestin moyen des Phyllies. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 142, 1906.*
— *L'appareil digestif et les tubes de Malpighi des larves de Lépidoptères. Ann. Sc. nat. (9). — C. R. Acad. Sc. Paris, 1911.*

Braun, M., *Das Mitteldarmepithel der Insektenlarven während der Häutung. Inaug.-Diss. Berlin, 1911.*

Bugnion, E., *L'estomac de la Xylocope (Xylocopa violacea). C. R. de l'Association des Anatomistes, 1904. — Bull. Soc. entom. Suisse, Vol. 11, 1905.*

Deegener, P., *Anmerkung zum Bau der Regenerationskrypten des Mitteldarms von Hydrophilus. Zool. Anz., Bd. 25, 1902.*

— *Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. I. Deilephila euphorbiae, II. Dytiscus circumcinctus. Arch. f. Naturg., Jahrg. 75. u. 76, 1909—10.*

Doyère, L., *Note sur le tube digestif des Cigales. Ann. Sc. nat. Paris. Zool., (2) T. 11, 1839.*

Dufour, L., *Zahlreiche Abhandlungen über den Verdauungsapparat der Insekten. Ann. Sc. nat. Paris, 1824—60.*

Eberli, J., *Untersuchungen an Verdauungstrakten von Gryllotalpa vulgaris. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich, 1892.*

Emery, C., *Ueber den sog. Kaumagen einiger Ameisen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888.*

Faussek, *Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40. — Zool. Anz., Bd. 10, 1887.*

Forel, A., *Études myrmécologiques (anatomie du gésier). Bull. Soc. vaud., T. 15, 1878.*

Frenzel, J., *Ueber Bau und Tätigkeit des Verdauungskanals der Larve des Tenebrio molitor. Berlin. ent. Zeitschr., Bd. 26. — Zool. Anz., Jahrg. 5. — Inaug.-Diss. 1882.*

— *Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26 u. 28, 1885—86.*

Fritze, A., *Ueber den Darmkanal der Ephemeriden. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i/Br., Bd. 4, 1888.*

Gadd, *Ueber den Bau des Darmkanals bei den Larven von Aphrophora spumaria. Trav. Soc. Nat. Pétersbourg, T. 32, 1902.*

van Gehuchten, A., *Recherches histologiques sur l'appareil digestif de Ptychoptera contaminata. La Cellule, T. 6, 1890.*

— *Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. La Cellule, T. 9, 1893.*

Giard, *Cils vibratiles et prolongements ciliformes chez les Arthropodes. Ann. Soc. ent. Fr., Bull. 27, 1900.*

Gorka, S., *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Verdauungsapparates der Coleopteren. Allg. Zeitschr. Ent., Bd. 6, 1901.*

Graber, V., *Zur näheren Kenntnis der Proventriculus und der Appendices ventriculares bei den Grillen und Laubheuschrecken. Sitz. Akad. Wiss. Wien, Bd. 59, 1869.*

— *Ueber die Ernährungsorgane der Insekten. Mitt. Naturw. Ver. Steiermark, Bd. 2, 1871.*

— *Verdauungssystem des Prachtkäfers. Mitt. naturw. Ver. Steiermark, 1875.*

Grube, A. E., *Fehlt den Wespen oder Hornissenlarven ein After oder nicht? Müllers Archiv f. Anat. und Phys., 1849.*

Guyénot, E., *L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de mouches. Bull. scient. France et Belgique. T. 41, 1907.*

Heymons, R., *Bildung und Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitz.-Ber. Ges. naturfr. Berlin, 1897.*

Janet, Ch., *Anatomie du gaster de Myrmica rubra. Paris 1902.*

Jousset de Bellesme, *Rech. exp. sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 82, 1876.*

Karawajew, W., *Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von Anobium paniceum. Biol. Centralbl., Bd, 9, 1899.*

Laboulbène, A., *Recherches sur les appareils de la digestion et de la reproduction du Buprestis manca. Thomsons Arch. entom., T. 1, 1857.*

Lambrecht, A., *Der Verdauungsprozeß der stickstoffreichen Nährmittel, welche unsere Bienen genießen. Bienenwirtsch. Centralbl., Jahrg. 8, 1872.*

Loew, H., *Ueber die Bedeutung des sog. Saugmagens bei den Zweiflüglern. Stett. entom. Zeitschr., 1843.*

Lubbock, J., *On the digestive and nervous system of Coccus hesperidum. Proc. Roy. Soc., Vol. 9, 1858.*

Mac Dunnough, J., *Ueber den Bau des Darms und seiner Anhänge von Chrysopa perla. Archiv f. Naturg., Jahrg. 75, 1909.*

Metalnikoff, *Recherches expérimentales sur les chenilles de Galleria mellonella. Arch. Zool. exp., T. 8, 1908.*

Mingazzini, P., *Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 9, 1889.*

Möbusz, A., *Ueber den Darmkanal der Anthrenuslarve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. Naturg., Bd. 63, 1897.*

Müller, H., *Ueber die angebliche Afterlosigkeit der Bienenlarven. Zool. Anz., Jahrg. 4, 1881.*

Needham, J. G., *The digestive epithelium of Dragonfly nymphs. Zool. Bull. Boston, Vol. 1, 1897.*

Pantel, J., et **Licent, E.**, *Remarques préliminaires sur le tube digestif et les tubes de Malpighi des Homoptères supérieurs. Bull. Soc. ent. Fr., 1910, p. 36.*

Petrunkewitsch, A., *Verdauungsorgane von Periplaneta orientalis und Blatta germanica. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 13, 1900.*

Plateau, F., *Rech. sur les phén. de la digestion chez les Insectes. Mém. Acad. Belg., (2) T. 41, 1874. — Id. Note additionnelle, T. 44, 1877.*

Portier, P., *Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. I. Digestion de la larve du Dytique. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 66, 1909.*

— Digestion des larves de Dytique, d'Hydrobius et d'Hydrophile. Ibid.

Ramdohr, K. A., *Abhandl. über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Halle 1811. — Mag. Ges. Naturfr. Berlin. — Germars Mag. d. Entomologie, Jahrg. 1.*

Rengel, *Ueber die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus, Hydrous und Hydrobius. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 63, 1898.*

— Ueber den Zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der aculeaten Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 75, 1903.

Ris, F., *Untersuchungen über die Gestalt des Kaumagens bei den Libellen und deren Larven. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 9, 1896.*

Rovelli, G., *Alcune ricerche sul tube digerente degli Attèri, Ortotteri et Pseudoneurotteri. Como 1884.*

Rungius, H., *Ueber eine Besonderheit des Larvendarms von Dytiscus marginalis. Zool. Anz., Bd. 35, 1910.*

Russ, E. L., *Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (Anabolia laevis). Zool. Jahrb., Anat., Bd. 25, 1908.*

Sayce, O. A., *On the structure of the alimentary system of Gryllotalpa australis. Proc. R. Soc. Victoria, Vol. 11, 1894.*

Schneider, A., *Ueber den Darm der Arthropoden. Zool. Anz., Jahrg. 10, 1887. — Zool. Beiträge, Bd. 2.*

Schneider, C., *Lehrbuch der vergleichenden Histologie, 1902. (S. 499 Darm von Hydrophilus.)*

Schönfeld *(Pastor), Die physiologische Bedeutung des Magenmundes der Honigbiene. Arch. f. Anat. und Phys. (Physiol. Abt.), 1886.*

Sedlaczek, *Ueber den Darmkanal der Scolytiden. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen, Bd. 28, 1902.*

Semichon, L., *Sur l'épithélium de l'intestin moyen de quelques Mellifères. Bull. du Mus. d'Hist. nat. Paris, T. 9, 1903.*

de Serres, M., *Observations sur les Insectes considérés comme ruminants et sur les fonctions des diverses parties du tube intestinal. Ann. du Muséum, T. 20, Paris 1813.*

Simpson, C. B., *The alimentary canal of certain lepidopterons larvae. Proc. Entom. Soc. Washington, Vol. 5, 1912.*

Simroth, H., *Einige Bemerkungen über die Verdauung der Kerfe. Giebels Zeitschr. f. d. ges. Naturwiss., Bd. 51, 1878.*

— Ueber den Darmkanal der Larven von Osmoderma eremita. Ibid.

Suckow, *Verdauungsorgane der Insekten. Heusingers Zeitschr., Bd. 3, 1828.*

Thompson, M. T., *Alimentary canal of the Mosquito. Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 32, 1905.*

Tursini, *Un primo passo nella ricerca dell' assorbimento intestinale degli Artropodi. Rendic. d. R. Accad. di Sc. fis. e mat. di Napoli. Vol. 16, 1877.*

Vangel, E., *Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Hydrophilus piceus. Termész. Füzet. Bd. 10, 1896. (Ungarisch u. deutsch.)*

Vignon, *Sur l'histologie du tube digestif de la larve de Chironomus. C. R. Acad. Sc., T. 128, 1899.*

Visart, O., *Contribuzione allo studio del tubo digerente degli Artropodi. Atti d. Soc. Toscana d. Sc. nat., Vol. 13, 1894.*

Voinov, D. N., *Sur le tube digestif des Odonates. Bull. Soc. de Roumanie, Bucarest 1898.*

Werner, F., *Zoologische Miszellen. (Die relative Darmlänge bei Insekten und pflanzenfressenden Orthopteren.) Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894.*

Wertheimer, L., *Sur la structure du tube digestif de l'Oryctes nasicornis. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 4, 1877.*

Wilde, K. F., *Untersuchungen über den Kaumagen der Orthopteren. Arch. f. Naturg., Jahrg. 43, 1877.*

Wilkinson, J. J., *The pharynx of the Eristalis larva. London 1901.*

10. Drüsen.

Balbiani, E. G., *Sur la structure du noyau des glandes salivaires chez les larves de Chironomus. Zool. Anz., 1881.*
Basch, S., *Untersuchungen über das chylopoëtische und uropoëtische System der Blatta orientalis. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 33, 1858.*
Blanc, L., *Étude sur la sécrétion de la soie et la structure du brin et de la bane dans le Bombyx mori. Lyon 1889.*
Blunck, H., *Zur Kenntnis der Natur und der Herkunft des milchigen Sekretes am Prothorax des Dytiscus marginalis. Zool. Anz., 1911.*
Bordas, L., *Appareil glandulaire des Hyménoptères. Ann. Sc. nat., Zool., (7) T. 19, 1894.*
— *Glandes venimeuses des Hyménoptères. C. R. Acad. Sc. — Zool. Anz., Bd. 17, 1894.*
— *Glandes salivaires des Hyménoptères. C. R. Acad. Sc. — Bull. Soc. philom. Paris, 1894. — Zool. Anz., Bd. 17, 1894.*
— *Tubes de Malpighi des Hyménoptères. Bull. sc. Fr. et Belg., 1895.*
— *Glandes salivaires des Névroptères et Orthoptères. Arch. Zool. exp., 1897.*
— *Les tubes de Malpighi des Orthoptères. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 126. — Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 19, 1897.*
— *The anal glands of the Aphodiinae. Nat. Sc. Vol. 14, 1899.*
— *Les glandes défensives ou odorantes des Blattes. C. R. Acad. Sc., T. 132, 1901.*
— *Glandes mandibulaires et glandes labiales du Cossus ligniperda. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 54, 1902.*
— *Les glandes salivaires de la nymphe de Sphinx convolvuli. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 55, 1903.*
— *Les glandes mandibulaires des larves de Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 136, 1903. — C. R. Soc. Biol., Paris, T. 57, 1904.*
— *Anatomie des glandes salivaires de la Nèpe cendrée. C. R. Soc. Biol., T. 56, 1904. — Anat. Anz., Bd. 26, 1905.*
— *Sur les glandes séricigènes et les glandes mandibulaires d'une larve de Lépidoptère exotique (Io irene). C. R. Ass. franç. Sess. 34, 1905. — C. R. Acad. Sc., T. 141.*
— *Sur les glandes salivaires céphaliques et métathoraciques de quelques Hémiptères. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 140, 1905.*
— *L'ampoule rectale des Dytiscides. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 61, 1906.*
— *Anatomie des glandes salivaires des Mantes (Mantis religiosa). Trav. Sc. Univ. Rennes, T. 5. — Bull. Soc. Sc. méd. Ouest, T. 15, 1906.*
— *Les glandes salivaires de la Mante religieuse. Mém. Soc. zool. Fr., T. 20, 1907.*
— *Les glandes céphaliques (séricigènes et mandibulaires) des chenilles de Lépidoptères. Ann. d. Sc. nat., Zool., Paris, T. 10, 1909. — C. R. Congr. Lille, 1910.*
Brandes, G., *Ueber Duftapparate bei Käfern. Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 72, 1899.*
Bruntz, L., *Les reins labiaux des Thysanoures. Arch. Zool. exp., (4) T. 2, 1904.*
Bugnion, E., et **Popoff, N.,** *L'appareil salivaire des Hémiptères. Arch. d'Anat. micr., T. 10 et 11, 1908 et 1910.*
Cholodkowsky, N., *Zur Frage über den Bau und die Innervation der Speicheldrüsen der Blattiden. Horae Soc. entom. Ross., Vol. 16, 1881.*
— *Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lépidoptères. Arch. Biol., T. 6. — C. R. Acad. Sc. Paris, T. 99, 1884.*
— *Ueber die Speicheldrüsen von Chermes. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 1, 1905.*
Chun, C., *Ueber den Bau, die Entwickelung und physiologische Bedeutung der Rectaldrüsen bei den Insekten. Abh. d. Senckenb. Ges. Frankfurt, Bd. 10, 1875.*
Claus, C., *Ueber die Seitendrüsen der Larven von Chrysomela populi. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 11, 1862.*
— *Ueber die wachsbereitenden Hautdrüsen der Insekten. Sitzungsber. Ges. z. Bef. d. Naturwiss. Marburg, 1867.*
Corti, E., *Di alcuni organi ghiandolari, che si trovano nelle zampe di parecchi Ditteri. Atti Soc. ital. Sc. nat., Fasc. 50, 1911.*
Dahl, F., *Die Fußdrüse der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885.*
Dierckx, Fr., *Étude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides. La Cellule, T. 16, 1899.*
Dufour, L., *Mémoire sur les vaisseaux biliaires ou le foie des Insectes. Ann. Sc. nat., (2) T. 19, 1848.*
Engelmann, W., *Zur Anatomie und Physiologie der Spinndrüsen der Seidenraupe. Nach Untersuchungen von Th. W. v. Lidth de Jeude. Onderz. Phys. Lab. Utrecht, (3) Deel 5, 1880.*
Erhard, H., *Ueber den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der Chironomus-Larve. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 76, 1910.*

Fauré-Fremiet, *Contribution à l'étude des glandes labiales des Hydrocorises. Ann. d. Sc. nat., Sér. 9, Zool., 1910.*

Fernald, H. T., *Rectal glands in Coleoptera. Amer. Naturalist, Vol. 24, 1890.*

Fripp, *Funktion der Drüsen im Verdauungsapparat der Insekten. D. Naturforscher (Sklarek), Jahrg. 9, 1876.*

Gadd, G., *Contributions à l'anatomie comparée des Cigales. I. Appareil salivaire. Revue russe d'Entom. St. Pétersbourg, 1909. Zool. Centralbl., Bd. 17, 1910.*

Gazagnaire, *Glandes salivaires des Coléoptères. C. R. Acad. Sc. Paris, 1886.*

Giard, A., *Sur l'organe appelé Spatula sternalis et sur les tubes de Malpighi des larves de Cécidomyies. Bull. Soc. entom. Fr., T. 62, 1893.*

Gilson, G., *Les glandes odorifères du Blaps mortisaga. La Cellule, T. 5, 1889.*

— *The odoriferous apparatus of Blaps mortisaga. Rep. 58th Meeting Brit. Assoc. Adv. Sc., 1889.*

— *Recherches sur les cellules sécrétantes. La soie et les appareils séricigènes. I. Lépidoptères. La Cellule, T. 6, 1890. II. Lépidoptères (suite). Trichoptères. La Cellule, T. 10, 1893.*

Griffiths, A. B., *On the Malpighian tubules of Libellula depressa. Proc. R. Soc. Edinbourgh, Vol. 15, 1889.*

Helm, F. E., *Spinndrüsen der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 26, 1876.*

Henseval, M., *Les glandes buccales des larves de Trichoptères. La Cellule, T. 12, 1897.*

— *Les glandes à essence du Cossus ligniperda. Ibid.*

Hirschler, J., *Ueber leberartige Mitteldarmdrüsen und ihre embryonale Entwickelung bei Donacia. Zool. Anz., Bd. 31, 1906/07.*

Hofer, Bruno, *Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörigen Endapparates von Blatta. Nova Acta, Bd. 51, 1887.*

Holmgren, N., *Ueber die Exkretionsorgane des Apion flavipes und Dasytes niger. Anat. Anz., Bd. 22, 1902.*

Janet, Ch., *Sur le système glandulaire des Fourmis. C. R. Acad. Sc., T. 118, 1894.*

— *Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 17. Système glandulaire tegumentaire de Myrmica rubra. Paris 1898.*

Jousset de Bellesme, *Recherches sur la fonction des glandes de l'appareil digestif des Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 82, 1876.*

Karsten, H., *Harnorgane von Brachinus complanatus. Müllers Archiv, 1848.*

Knüppel, A., *Ueber Speicheldrüsen von Insekten. Inaug.-Diss. Berlin. — Archiv f. Naturgesch., Jahrg. 52, 1887. — Entom. Nachr., Jahrg. 13.*

Korschelt, E., *Ueber die eigentümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüsen von Chironomus plumosus. Zool. Anz., Bd. 7, 1884.*

— *Ueber die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47, 1896.*

Kowalevsky, A., *Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl., Bd. 9, 1889.*

— *Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Congrès intern. de Zool., Sér. 2, Moscou, 1892.*

Kulagin, N., *Zur Frage über die Struktur der Zellkerne der Speicheldrüsen und des Magens bei Chironomus. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 1, 1905.*

Künckel d'Herculais, J., *Recherches sur les organes de sécrétion chez les Insectes de l'ordre des Hémiptères. C. R. Acad. Sc. Paris, 1866.*

— *Recherches sur les glandes odorifiques des Hémiptères. Assoc. fr. Congrès de Nancy. — C. R. Acad. Sc., T. 103, 1886. — Ibid., T. 120, 1895.*

Latter, O., *The secretion of potassium hydroxide by Dicranura vinula (imago) and similar phenomena in other Lepidoptera. Trans. Ent. Soc. London, Vol. 32 and 35, 1892—95.*

Léger, L., *Sur la structure des tubes de Malpighi chez quelques Coléoptères ténébrionides. Bull. Soc. entom. Fr., 1899.*

Léger, L., et **Dubosq, O.**, *Sur les tubes de Malpighi des Grillons. C. R. Soc. Biol. Paris, 1899 (1).*

— et **Hagenmüller, P.**, *Sur la structure des tubes de Malpighi de quelques Coléoptères. C. R. Soc. Biol. Paris, 1899 (1).*

Leydig, F., *Ueber die Explodierdrüse des Brachinus crepitans. Arch. f. Anat. u. Phys., 1859.*

Licent, E., *Remarques sur les terminaisons distales et proximales des tubes de Malpighi chez les Homoptères supérieurs. Bull. Soc. entom. Fr., 1911.*

v. Lidth de Jeude (Th. W.), *Zur Anatomie und Physiologie der Spinndrüsen der Seidenraupe. Zool. Anz., 1878.*

Marchal, P., *Sur la motilité des tubes de Malpighi. Bull. Soc. ent. Fr., T. 61.*

— *Remarques sur la fonction et l'origine des tubes de Malpighi. Bull. Soc. ent. Fr., 1896.*

Martynow, A., *Ueber einige eigentümliche Drüsen bei den Trichopterenlarven. Zool. Anz., Bd. 24, 1901.*

Matheson and **Buggles,** *The structure of the silk glands of Apanteles glomeratus. Amer. Nat., Vol. 41, 1907.*

Meckel, J. F., *Ueber die Gallen und Harnorgane der Insekten. Meckels Archiv, Bd. 1, 1826.*

Meves, F., *Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, 1897.*

Nagel, W. A., *Ueber eiweißverdauenden Speichel bei Insektenlarven. Biol. Centralbl., Bd. 16, 1896.*

Packard, A. S., *The eversible-repugnatorial scent glands of Insects. Journ. N. Y. Ent. Soc., Vol. 3, 4, 1895.*

Pettit, A., et **Krohn, A.,** *Sur l'évolution des cellules des glandes salivaires du Notonecta glauca. C. R. Soc. Biol. Paris, Année 56, 1904.*

— *Sur la structure de la glande salivaire de la notonecte. Arch. d'Anat. micr. Paris, T. 7, 1905.*

v. Planta, A., *Ueber den Futtersaft der Bienen. Zeitschr. f. phys. Chem., Bd. 12, 1888.*

Poletajew, N., *Ueber die Spinndrüsen der Blattwespen. Zool. Anz., Bd. 8, 1885.*

Porta, A., *Die Funktion der Leber bei den Insekten. Allgem. Zeitschr. f. Entom., Bd. 7, 1902.*

— *La funzione epatica negli Insetti. Anat. Anz., Bd. 22 u. 24, 1903—04.*

de Rougemout, Th., *Observations sur l'organe détonant de Brachinus crepitans. Bull. Soc. Sc. nat. Neuchâtel, T. 11, 1879.*

Russ, E. L., *Beiträge zur Kenntnis der Kopfdrüsen der Trichopterenlarven (Mandibular- und Maxillardrüsen). Arch. Zool. exp., (5) T. 5, 1910.*

Sadones, J., *L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule, T. 11, 1896.*

Schiemenz, *Ueber das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 38, 1883.*

Schindler, E., *Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, 1878.*

Silvestri, F., *Descrizione dell' apparato sericiparo della larva della Lebia scapularis. Redia, Vol. 2, 1904.*

Sirodot, *Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. Ann. Sc. nat., Sér. 4, Zool., 1858, p. 141 et 251.*

Urbahn, E., *Abdominale Duftorgane bei weiblichen Schmetterlingen. Jen. Zeitschr., Bd. 50, 1913.*

Vaney, M. C., *Sur une nouvelle fonction de quelques tubes de Malpighi. Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S. T. 47, 1900.*

Veneziani, A., *Nota sulla struttura istologica e sul mecanismo d'escrezione dei tubi di Malpighi. Monit. zool. ital., Vol. 14, 1903.*

Vosseler, J., *Die Stinkdrüsen der Forficuliden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36, 1890.*

Wheeler, W. M., *The primitive numbers of Malpighian vessels in Insects. Psyche, Vol. 6, 1893.*

11. Zirkulationssystem.

Agassiz, L., *On the circulation of the fluids in Insects. Proc. Amer. Assoc. for the Adv. of Sc. 2. Meet., 1849.*

— *Note sur la circulation des fluides chez les Insectes. Ann. Sc. nat., (3) T. 15, 1851.*

Arnhart, L., *Die Bedeutung der Aortaschlangenwindungen des Bienenherzens. Zool. Anz., Bd. 30, 1906.*

Behn, W., *Découverte d'une circulation de fluide nutritif dans les pattes de plusieurs Insectes hémiptères. Ann. Sc. nat., (2) T. 4, 1835.*

Bela-Dezsö, *Ueber den Zusammenhang des Kreislaufs und der respiratorischen Organe bei den Arthropoden. Zool. Anz., Jahrg. 1, 1878.*

Bergh, R. S., *Beiträge zur vergleichenden Histologie. 3. Ueber die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 19, 1902.*

Blanchard, E., *De la circulation dans les Insectes. Ann. Sc. nat., (3) T. 9, 10, 15, 1848, 49, 51. — C. R. Acad. Sc. Paris, T. 28, 1849.*

Bowerbank, J. S., *Observations on the circulation of the blood in Insects. Entom. Mag., Vol. 1. — Müllers Arch., Bd. 1, 1834.*

— *Observations on the circulation of the blood and the distribution of the tracheae in the wing of Chrysopa perla. Entom. Mag., Vol. 4, 1837.*

Brocher, Frank, *Sur l'organe pulsatile observé dans les pattes des Hémiptères aquatiques. Ann. Biol. Lac., T. 4, 1909.*

Bugnion, E., *Le cœur et la circulation chez les Insectes. Bull. de la Murithienne, Fasc. 37, Sion 1911.*

Burgess, E., *Note on the aorta in lepidopterous Insects. Proc. Boston Soc. Nat., Vol. 21, 1881.*

Carus, C. G., *Entdeckung eines einfachen vom Herzen aus beschleunigten Kreislaufes in den Larven netzflügliger Insekten. Leipzig 1827.*

— *Fernere Untersuchungen über Blutlauf in Kerfen. Acta Acad. Leop. Car., Bd. 15, 1831.*

Creutzburg, N., *Ueber den Kreislauf der Ephemeridenlarven. Zool. Anz., 1885.*

Dogiel, Joh., *Anatomie und Physiologie des Herzens der Larve von Corethra plumicornis. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg, (7) T, 24. Sep. Leipzig 1877.*

Dufour, L., *Prétendue circulation chez les Insectes. Ann. Sc. nat., (2) T. 16, 1841. — C. R. Acad. Sc., T. 19, 1844. — Ibid. T. 28, 1849.*

— *De la circulation du sang et de la nutrition chez les Insectes. Act. Soc. Lin. Bordeaux, T. 17, 1851.*

— *Observations sur les larves de Libellules; Appareil circulatoire. Ann. Sc. nat., 1852.*

Duvernoy, G. L., *Résumé sur le fluide nourricier, ses réservoirs et son mouvement dans tout le règne animal. Ann. Sc. nat., 1839.*

Fulmek, L., *Beiträge zur Kenntnis des Herzens der Mallophagen. Zool. Anz., Bd. 29, 1905. — Das Rückengefäß der Mallophagen. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 17, 1909.*

Graber, V., *Ueber den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 9, 1873.*

— *Ueber den pulsierenden Bauchsinus der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12, 1876.*

Herold, *Physiologische Untersuchungen über das Rückengefäß der Insekten. Ges. z. Bef. d. Nat. Marburg, Bd. 1, 1823.*

Joly, N., *Mémoire sur l'existence supposée d'une circulation péritrachéenne chez les Insectes. Ann. Sc. nat., (3) T. 12, 1849.*

Kowalevski, A., *Sur le cœur de quelques Orthoptères. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 119. — Arch. Zool. exp., (3) T. 2, 1894.*

Künckel d'Herculais, J., *Des mouvements du cœur chez les Insectes pendant la métamorphose. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 96, 1884.*

Leydig, F., *Das sogenannte Bauchgefäß der Schmetterlinge und die Muskulatur der Nervencentren bei Insekten. Arch. f. Anat. u. Phys., 1862.*

Meckel, J. F., *Ueber das Rückengefäß der Insekten. Meckels Arch., Bd. 1, 1815.*

Moseley, H. N., *On the circulation in the wings of Blatta orientalis and other Insects. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 11, 1871.*

Müller, J. G., *De vasi dorsali Insectorum. Berolini 1816.*

Nicolet, H., *Note sur la circulation du sang chez les Coléoptères. Ann. Sc. nat., (3) T. 7, 1847.*

Pantel, J., *Le vaisseau dorsal des larves des Tachinaires. Bull. Soc. entom. Fr., 1900.*

Pawlova, Mary, *Ueber ampullenartige Blutzirkulationsorgane im Kopfe der Orthopteren. Zool. Anz., Bd. 18, 1895.*

Pérez, Ch., *Réseau de soutien du cœur chez les Muscides. C. R. Soc. Biol., 1908.*

Pissarew, W. J., *Das Herz der Biene. Zool. Anz., Bd. 21, 1898.*

Plateau, F., *Sur les mouvements et l'innervation de l'organe central de la circulation chez les animaux articulés. Bull. Acad. Roy. Belg., (2) T. 46, 1878.*

Poletajewa, Olga, *Du cœur des Insectes. Zool. Anz., Jahrg. 9, 1886.*

Popovici-Baznosanu, A., *Beiträge zur Kenntnis des Zirkulationssystems der Insekten. Jen. Zeitschr., Bd. 40, 1905.*

— *Sur la morphologie du cœur des Arthropodes. Bull. Soc. Sc. Bucarest, Année 15, 1906.*

— *Contributions à l'étude de l'organisation des larves des Ephémérines. Arch. Zool. exp., (4) T. 5 (notes p. 66).*

— *Sur l'existence de vaisseaux sanguins caudaux chez les Ephémérines adultes. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 60, 1906.*

— *Le cœur et la fonction circulatoire chez Megachile bombycina. Zool. Anz., 1910.*

Schimkewitsch, W., *Ueber die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren. Zool. Anz., 1885. — Nachtrag. Ibid.*

Selvatico, S., *L'aorta nel corsaletto e nel capo della farfalla del bombice del gelso. Zool. Anz., Jahrg. 10, 1887.*

de Serres, M., *Observations sur les usages du vaisseau dorsal dans les animaux articulés. Ann. du Mus., T. 4, 1818.*

Stadelmayr, L., *Ansichten vom Blutlauf nebst Beobachtungen über das Rückengefäß der Insekten. Diss. München. 1829.*

Treviranus, G. R., *Ueber das Herz der Insekten, dessen Verbindung mit den Eierstöcken und ein Bauchgefäß der Lepidopteren. Zeitschr. f. Physiol., 1832.*

Vayssière, A., *Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines. Ann. Sc. nat., (6) T. 13, 1882.*

Verloren, C., *Mémoire sur la circulation dans les Insectes. Mém. couronnés et mém. des savants étrangers Acad. Roy. Belgique, T. 19, 1844.*

Verson, E., *Sul vaso pulsante della Sericaria. Atti Ist. veneto Sc., Vol. 67, 1908.*

Wagner, R., *Beobachtungen über den Kreislauf des Blutes und den Bau des Rückengefäßes bei den Insekten. Isis, Bd. 3 u. 7, 1832—36.*

Wedl, C., *Ueber das Herz von Menopon pallidum. Sitzungsber. d. K. Akad. Wiss. Wien, Bd. 17, 1855.*

Zawarzin, A., *Histologische Studien über Insekten. I. Das Herz der Aeschnalarven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 97, 1911.*

Zimmermann, O., *Ueber eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 34, 1880.*

12. Fettkörper, Blut- und Farbstoffe.

de Bono, *Sull' umore segregato della Timarcha pimeloides. Il Natur. sicil., Anno 8, 1888/89.*

Bruntz, L., *Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol., T. 20, 1903.*

— *Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures. Arch. Zool. exp., 1908.*

— *Sur les néphrocytes des Orthoptères et la dénomination des cellules péricardiales. Arch. Zool. exp., 1909.*

Cattaneo, G., *Sulla morfologia delle cellule ameboidi dei Molluschi e Arthropodi. Boll. Sc. Pavia, Anno 11, 1889.*

Cholodkowsky, N., *Ueber das Bluten der Cimbicidenlarven. Horae Soc. ent. Ross., Vol. 30, 1897.*

Coste, F. H. P., *On Insect colours. Nature, Vol. 45, 1890—91. — The Entomologist, Vol. 23—24.*

Cuénot, L., *Études sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale. II. Invertébrés. Arch. Zool. exp., 1887. — Ibid., 1891.*

— *Le sang de Meloë et le rôle de la cantharidine dans la biologie des Coléoptères vésicants. Bull. Soc. zool. Fr., T. 15, 1890.*

— *Sur la saignée réflexe et les moyens de défense de quelques Insectes. Arch. Zool. exp., (3) T. 4, 1896. — C. R. Acad. Sc. Paris, T. 118, 1894; T. 122, 1896.*

— *Les globules sanguins et les organs lymphoïdes des Invertébrés. Arch. d'Anat. micr., 1897.*

— *Études physiologiques sur les Orthoptères. Arch. Biol., T. 14.*

Davydoff, C., *L'appareil phagocytaire d'un Locustide de Java. Zool. Anz., Bd. 27, 1904.*

— *Notes sur les organes phagocytaires de quelques Grillons tropicaux. Ibid.*

— *Die phagocytären Organe der Insekten. Biol. Centralbl., Bd. 24, 1904.*

Dewitz, H., *Eigenartige Schwimmbewegung der Blutkörperchen der Gliedertiere. Zool. Anz., Jahrg. 12, 1889.*

— *Die selbständige Fortbewegung der Blutkörperchen der Gliedertiere. Naturw. Rundschau, Braunschweig, 1889.*

Dewitz, J., *Ueber die Herkunft des Farbstoffes und des Materials der Lepidopterencocons. Zool. Anz., Bd. 27, 1904. — Ebenda, Bd. 40, 1912.*

Dufour, L., *Recherches anatomiques sur les Carabiques. Du tissu adipeux splanchnique. Ann. Sc. nat., 1826.*

Fabre, J. W., *Étude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les Insectes. Ann. Sc. nat., 1863.*

Frédéricq, L., *Sur le sang des Insectes. Bull. Acad. Belg., (3) T. 1, 1881.*

Glaser, R. W., *A contribution to our knowledge of the function of the oenocytes of Insects. Biol. Bull. Woods Hole Mass. Vol. 23, 1912.*

Graber, V., *Ueber die Blutkörperchen der Insekten. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, 1871.*

— *Ueber die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. Biol. Centralbl., 1891.*

Henneguy, *Note sur l'existence de calcosphérites dans le corps graisseux des larves de Diptères. Arch. Anat. micr., T. 1, 1897.*

Hollande, A. Ch., *Contribution à l'étude du sang des Coléoptères. Arch. Zool. exp., (5) T. 2, 1909.*

— *L'autohémorrhée ou le rejet du sang chez les Insectes. Arch. d'Anat. micr., T. 13, 1911.*

Koschevnikov, *Ueber die Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene. Zool. Anz., Bd. 23, 1900.*

Kowalevsky, A., *Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralbl., Bd. 9, 1889.*

Kowalevsky, A., *Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Congr. int. Zool. Moscou, 1892.*
Landois, H., *Beobachtungen über das Blut der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 14, 15, 1864/65. — Ueber die Funktion des Fettkörpers. Ibid., Bd. 15.*
Leydig, Fr., *Einige Worte über den Fettkörper der Arthropoden. Arch. f. Anat., 1863.*
Lindemann, K., *Zoologische Skizzen. Struktur des Fettkörpers. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1864.*
v. Linden, Gräfin M., *Das rote Pigment der Vanessen. Verh. Deutsch. zool. Ges. 13. Vers. 1908. — Biol. Centralbl., Bd. 23.*
— *Recherches sur la matière colorante des Vanesses. Ann. Sc. nat., (3) T. 20, 1905.*
Lutz, *Das Bluten der Coccinelliden. Zool. Anz., Jahrg. 18, 1895.*
Magretti, *Del prodotto di secrezione particolare in alcuni Meloidi. Boll. scient. No. 1, 1881.*
Nazari, A., *Le sangue del Bombyx mori allo stato larvale. Atti Accad. econ. agrar. Firenze, Vol. 80, 1902.*
Newport, G., *On the structure and development of the blood. Abstr. of the Paper R. Soc., Vol. 5. — Ann. Mag. nat. Hist., (3) Vol. 3, 1845.*
Pérez, Ch., *Sur les oenocytes de la Fourmi rousse. Bull. Soc. ent. Fr., 1901.*
— *Sur le tissu adipeux imaginal des Muscides. P. V. Soc. Sc. Bordeaux, 1902/03.*
Philiptschenko, J., *Ueber den Fettkörper der schwarzen Küchenschabe. Revue Russe Ent., 1907.*
— *Ueber die Abstammung des Fettkörpers und der Nephrocyten bei den Arthropoden. Trav. Soc. Nat. Pétersbourg, T. 37, 1907.*
— *Ueber die exkretorischen und phagocytären Organe von Ctenolepisma lineata. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 88, 1907.*
Poyarkoff, E., *Rôle phagocytaire du corps gras chez la Galéruque de l'Orme pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol., T. 66, 1909.*
Schäffer, C., *Beiträge zur Histologie der Insekten. II. Ueber Blutbildungsherde bei Insektenlarven. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 3, 1889.*
Sémichon, L., *La formation des réserves dans le corps adipeux des Mellifères. Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1904.*
— *Signification physiologique des cellules à urates chez les Mellifères solitaires. C. R. Acad. Sc., T. 140, 1905.*
— *Sur la différenciation chromatique de certains granules de réserve chez les Insectes. Bull. Soc. ent. Fr., 1913.*
Souslow, *La phagocytose et les organes excréteurs de quelques Insectes. Trav. Soc. Nat. Pétersbourg, T. 35, 1906.*
Verson, E., *Beitrag zur Oenocytenliteratur. Zool. Anz., Bd. 23, 1900.*
— *Degli elementi ghiandolari che il Filugello alberga nelle sue lacune interviscerali. Ann. Staz. bacol. Padova, 1901, 1908.*
Wagner, R., *Ueber Blutkörperchen bei Regenwürmern, Blutegeln und Dipterenlarven. Müllers Arch., 1835.*
Wagner, W. A., *Ueber die Form der körperlichen Elemente des Blutes bei Arthropoden, Würmern und Echinodermen. Biol. Centralbl., Bd. 10, 1890.*
Weissenberg, R., *Ueber die Oenocyten von Torymus nigricornis Boh. Zool. Jahrb., Bd. 23, 1906.*
Wheeler, W., *Concerning the blood tissue of the Insecta. Psyche, Vol. 6, 1892.*
v. Wielowiejsky, H., *Ueber den Fettkörper von Corethra plumicornis und seine Entwicklung. Zool. Anz., Bd. 6, 1883.*
— *Ueber das Blutgewebe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886.*

13. Leuchtorgane.

Bongardt, J., *Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 75, 1903.*
Branner, J. C., *The luminosity of Termites. Science, New York, 1910.*
Czepa, A., *Das Johanniskäferlicht und das Organismenleuchten überhaupt. Monatshefte nat. Unters., Leipzig, Bd. 5, 1912.*
Dubois, R., *Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants. Les Élatérides lumineux. Bull. Soc. zool. Fr., T. 11, 1886.*
— *De la fonction photogénique dans les œufs du Lampyre. Bull. Soc. zool. Fr., 1887.*
— *Sur le mécanisme de la production de la lumière chez l'Orya barbarica d'Algérie. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 117, 1893.*
— *Physiological light. From the Smithsomian Report for 1896.*
— *Leçons de physiologie générale et comparée. Paris 1898.*
Elmhirst, R., *Some observations on the glowworm (Lampyris noctiluca). Zoologist, London, 1912.*

Emery, C., *Untersuchungen über Luciola italica. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1884.*
— *La lumière de la Luciola italica. Arch. ital. Biol., T. 7, 1886.*
Gadeau de Kerville, *Les Insectes phosphorescents. Rouen, 2 parties, 1881—87.*
Green, E., *On some luminous Coleoptera from Ceylon. Trans. Ent. Soc. London, 1913.*
Heinemann, C., *Leuchtorgane der bei Vera Cruz vorkommenden Leuchtkäfer. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 8, 1872.*
— *Aschenanalyse von Leuchtorganen mexikanischer Cucujos. Pflügers Archiv, Bd. 7, 1873.*
— *Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexikanischer Cucujos, Pyrophorus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 27, 1886.*
Jousset de Bellesme, *Recherches expérimentales sur la phosphorescence du Lampyre. C. R. Acad. Sc., 1880.*
Kölliker, A., *Die Leuchtorgane von Lampyris. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, Bd. 8, 1858.*
— *Ueber den Bau der Leuchtorgane der Männchen der Lampyris splendidula. Sitzungsber. der Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde, 1864.*
Macaire, *Sur la phosphorescence des Lampyres. Bibl. Univ. Genève, 1821. — Ann. Chim. et Phys., T. 17.*
— *Ueber die Phosphorescenz der Leuchtkäfer. Gilberts Ann. der Physik, 1822.*
Mangold, E., *Die Produktion von Licht. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol., 1910.*
Meissner, O., *Wie leuchten die Lampyriden? Entom. Wochenbl., Jahrg. 24, 1907.*
Muraoka, H., *Das Johanniskäferlicht. Journ. Coll. Sc. Japan, Vol. 9, 1897.*
Newport, G. *On the natural history of the Glow-worm. Proc. Linn. Soc., 1857.*
Owsjannikow, Ph., *Ueber das Leuchten der Larven der Lampyris noctiluca. Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, T. 8 et 12, 1864—68.*
Pasteur, *Sur la lumière émise par les Cucujos. C. R. Acad. Sc., 1864.*
Peters, W., *Ueber das Leuchten der Lampyris italica. Müllers Archiv f. Anat., 1841.*
Prochnow, O., *Lichtstärke von Lampyris noctiluca. Entom. Zeitschr., Jahrg. 19, 1905.*
Schnetzler et **Blanchet**, *De la production de la lumière chez les Lampyres. Arch. d. Sc. phys. Genève, 1856.*
Schultze, M., *Ueber den Bau der Leuchtorgane der Männchen von Lampyris splendidula. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Natur- und Heilkunde, 1864.*
— *Zur Kenntnis der Leuchtorgane von Lampyris splendidula. Arch. mikr. Anat., Bd. 1, 1865.*
Schmidt, P., *Ueber das Leuchten der Zuckmücken (Chironomidae). Zool. Jahrb., Syst., Bd. 8, 1894/5.*
Seaman, *On the luminous organs of Insects. Proc. Ann. Soc. Micr. Washington, 1892.*
Steche, O., *Beobachtungen über das Leuchten tropischer Lampyriden. Zool. Anz., Bd. 32, 1908.*
Targioni-Tozzetti, *Sull' organo della lume nelle luciole volanti d'Italia. Bull. Soc. entom. ital., Vol. 2, 1870.*
Townsend, Anne B., *The histology of the light organs of Photinus marginellus. Amer. Natur., Vol. 38, 1904. — Science, N. S. Vol. 21, 1905.*
Ludwig, F., *Phosphorescierende Collembolen. Prometheus, Jahrg. 16, 1905.*
Verworn, M., *Ein automatisches Centrum für die Lichtproduktion bei Luciola italica. Centralbl. f. Physiol., Bd. 6, 1892.*
Waterhouse, Lewis and **Eaton**, *Luminosity in Teloganodes tristis. Proc. Ent. Soc., 1882, p. 13.*
Weitlauer, F., *Etwas von Johanniskäferchen (Lampyris splendidula, noctiluca). Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 59.*
v. Wielowiejski, H., *Studien über die Lampyriden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 37, 1882.*
— *Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insekten. Zool. Anz., Jahrg. 12, 1889.*

14. Atmungsorgane.

Börner, C., *Die Tracheenkiemen der Ephemeriden. Zool. Anz., Bd. 33, 1909.*
Bonnet, Ch., *Recherches sur la respiration des Chenilles. Mém. d. Sav. étr. Paris, T. 5, 1768.*
Bordas, L., *Appareil trachéen des larves d'Hyménoptères (Vespa). C. R. Acad. Sc., 1894.*
Brocher, Fr., *Observations biolog. sur quelques Insectes aquatiques adultes. La Notonecte. Les Dytiscides. Les Haemonia. Ann. Biol. lac. Bruxelles, 1909—11.*
— *Observations biolog. sur quelques Diptères et Hyménoptères aquatiques. — Les phénomènes capillaires, leur importance dans la biologie aquatique. Ann. Biol. lac., 1910.*
— *Recherches sur la respiration des Insectes aquatiques. Les Elmides. Le Cybister. Ann. Biol. lac., T. 5, 1912. — L'Hydrophile. Ibid., T. 6, 1913. — La Notonecte. Zool. Jahrb., Bd. 33, 1913. — L'aquarium de chambre. Lausanne 1913.*

Comstock, J. H., *Note on respiration of aquatic bugs. Amer. Natur, Vol. 21, 1887.*
Deibel, J., *Beiträge zur Kenntnis von Donacia und Macroplea unter besonderer Berücksichtigung der Atmung. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 31, 1910.*
Dewitz, H., *Einige Betrachtungen betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insektenlarven. Zool. Anz., Bd. 13, 1890. — Leopoldina, Bd. 26, 1891.*
Dogs, Walter, *Metamorphose der Respirationsorgane bei Nepa cinerea. Inaug.-Diss. Greifswald, 1908. — Mitt. Nat. Ver. Neuvorpommern-Rügen, Jahrg. 40, 1909.*
Dufour, L., *Nouvelles observations sur la situation des stigmates thoraciques dans les larves de Buprestides. Ann. Soc. ent. Fr., 1844.*
— De divers modes de respiration aquatique chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 29, 1849.
Dutrochet, R. J. H., *Du mécanisme de la respiration des Insectes. Ann. Sc. nat., T. 28. — Mém. Acad. Sc. Paris, T. 14, 1833.*
Durken, *Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 87, 1907.*
Enderlein, G., *Die Respirationsorgane der Gastriden. Inaug.-Diss. Leipzig, 1899.*
Gerstäcker, A., *Ueber das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 24, 1874.*
Haase, E., *Holopneustie bei Käfern. Biol. Centralbl., Bd. 7, 1887.*
Hagen, H. A., *Beitrag zur Kenntnis des Tracheensystems der Libellenlarven. Zool. Anz., 1880.*
— Einwürfe gegen Palméns Ansicht von der Entstehung des geschlossenen Tracheensystems. Zool. Anz., 1881.
Headlee, Th. J., *Blood gills of Simulium pictipes. Amer. Natur., 1906.*
Howard, L. O., *Respiration in the Culicidae. Entom. Record., Vol. 9, 1897.*
Landois, H., und Thelen, W., *Der Tracheenverschluß bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 17, 1867.*
Mac Laskie, G., *Pneumatic functions of Insects. Psyche, Vol. 3, 1883.*
— The structure of the tracheae of Insects. Amer. Natur, Vol. 18.
Mac Leod, J., *La structure des trachées et la circulation péritrachéenne. Bruxelles 1880.*
De Meijere, *Die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. Zool. Jahrb., Bd. 15, 1902.*
— Ueber zusammengesetzte Stigmen der Dipterenlarven. Tijd. Ent., Bd. 38, 1895.
Monnier, *Sur le rôle des organes respiratoires chez les larves aquatiques. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 74, 1872.*
Moseley, H. N., *Origin of tracheae in Arthropoda. Nature, Vol. 17, 1878.*
Müller, Fr., *Larven von Mücken- und Haarflüglern mit zweierlei abwechselnd tätigen Atemwerkzeugen. Entom. Nachr., Jahrg. 14, 1888.*
Newport, G., *On the respiration of Insects. Philos. Trans., Vol. 126, 1836.*
— On the existence of branchiae in the perfect state of a neuropterous Insect (Pteronarcis regalis). Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 12, 1844.
— On the formation and the use of the air sacs and dilated tracheae in Insects. Trans. Lin. Soc. London, Vol. 20, 1851.
Nietsch, V., *Das Tracheensystem der Insekten. Mitt. Nat. Ver. Steiermark, Jahrg. 1904.*
Nitzsch, G. L., *Ueber das Atmen der Hydrophilen. Arch. f. Physiol., Bd. 10, 1811.*
Onstalet, E., *Notes sur la respiration chez les nymphes des Libellules. Ann. Sc. nat., (5) T. 11, 1869.*
Packard, A. S., *On the distribution and primitive number of spiracles in Insects. Amer. Natural., Vol. 8, 1874.*
— On the nature and origin of the so-called spiral-thread of tracheae. Ibid., Vol. 20, 1886.
Palmén, J. A., *Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig 1877. — Helsingfors 1884.*
Pantel, J., *Sur quelques détails de l'appareil respiratoire et de ses annexes dans les larves des Muscides. Bull. Soc. entom. Fr., 1901.*
Plateau, F., *Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques. Bruxelles 1872.*
— Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des Insectes. Bull. Acad. Roy. Belgique, (3) T. 3, 1882. — Mém. Acad. Belg., T. 45, 1884.
Poletajewa, Olga, *Quelques mots sur les organes respiratoires des larves des Odonates. Horae Soc. ent. Ross., T. 15, 1880.*
Portier, P., *Mécanisme qui s'oppose à la pénétration de l'eau dans le système trachéen. C. R. Soc. Biol. Paris, T. 66, 1909.*
— Physiologie de l'appareil respiratoire des larves d'Oestre. Ibid.
Pouchet, G., *Développement du système trachéen de l'Anophèle (Corethra plumicornis). Arch. Zool. expér., T. 1, 1872.*
Rabes, O., *Ueber die Atmungsorgane der wasserbewohnenden Insekten und Insektenlarven. Prometheus, Jahrg. 16, 1905.*
Rathke, H., *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Atmungsprozeß der Insekten. Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg, Jahrg. 1, 1860.*

Reinhardt, H., *Zur Entwicklungsgeschichte des Tracheensystems der Hymenoptera mit besonderer Beziehung auf dessen morphologische Bedeutung. Berliner entom. Zeitschr., Jahrg. 9, 1865.*

Rebel, H., *Zur Kenntnis der Respirationsorgane wasserbewohnender Lepidopterenlarven. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 12, 1899.*

Roubaud, E., *Branchies rectales chez les larves de Simulium. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 144, 1887.*

Sadones, J., *L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule, T. 11, 1896.*

Schmidt, E., *Ueber Atmung der Larven und Puppen von Donacia crassipes. Berlin. entom. Zeitschr., Jahrg. 31, 1887.*

Sharp, D., *Observations on the respiratory action of the carnivorous Water-Beetles. Journ. Linn. Soc., Vol. 13, 1877.*

v. Siebold, C., *Ueber die Lebensweise der Donacia linearis. Amtl. Ber. 34. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte (Karlsruhe), 1859.*

Solowiow, P., *Zur Kenntnis des Baues der Stigmen bei den Insekten. Zool. Anz., Bd. 35, 1910.*

— Bau der Stigmen bei den Larven von Cimbex. Z. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 6, 1910.

Stokes, A. C., *The structure of Insect tracheae. Science, 1893.*

Suckow, F. W. L., *Respiration der Insekten, insbesondere über die Darmrespiration der Aeschna grandis. Heusingers Zeitschr., Bd. 2, 1828.*

Taylor, Th. H., *On the tracheal system of Simulium. Trans. Ent. Soc. London, 1902.*

Thienemann, A., *Analkiemen bei den Larven von Glossosoma boltoni und einigen Hydropsychiden. Zool. Anz., Bd. 27, 1904.*

— Biologie der Trichopterenpuppe. Zool. Jahrb., Syst., Bd. 22, 1905.

Verson, E., *Il meccanismo di chiusura negli stimmati di Bombyx mori. Atti Ist. Veneto Sc., 1887. — Stigmen von Bombyx mori. Zool. Anz., Jahrg. 10, 1887.*

Viallanes, *L'appareil respiratoire de quelques larves de Diptères. C. R. Acad. Sc. 1880.*

Vogler, *Tracheenkiemen der Simulium-Puppen. Mitt. Schweiz. entom. Ges., Bd. 7, 1887.*

Wahl, B., *Ueber das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von Eristalis tenax. Arb. Zool. Inst. Wien u. Triest, Bd. 12, 1900.*

Wesenberg-Lund, C., *Studien über Dytisciden. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiologie, 1913 [Atmung].*

15. Muskulatur.

Basch, S., *Skelett und Muskeln des Kopfes von Termes. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 15, 1865.*

Bauer, A., *Die Muskulatur von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 95, 1910.*

Brauer, Fr., *Systematisch-zoologische Studien der Flügelmuskeln der Ephemeriden. Wiener Sitzungsber., Bd. 91, 1885.*

Carlet, G., *Sur les muscles de l'abdomen de l'Abeille. C. R. Acad. Sc., T. 98, 1877.*

— Sur le mode de locomotion des Chenilles. C. R. Acad. Sc., T. 107, 1888.

Ciaccio, G. V., *Della anatomia minuta di quei muscoli che negli insetti muovano le ali. Mem. R. Accad. Bologna, (4) T. 8, 1888.*

Graber, V., *Ueber den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. mikr. Anat., Bd. 9, 1873.*

Hagen, H. A., *Glatte Muskelfasern bei Insekten. Zool. Anz., Jahrg. 3, 1880.*

Henneguy, *Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes. C. R. Assoc. Anat., 1906.*

Holmgren, N., *Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 78, 1907.*

— Ueber die Muskelinsertionen in das Chitin bei den Arthropoden. Anat. Anz., Bd. 36.

Janet, Ch., *Sur les muscles des Fourmis, des Guêpes et des Abeilles. C. R. Acad. Sc., T. 121, 1895.*

— Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Structure des membranes articulaires des tendons et des muscles. Limoges 1895.

— Remplacement des muscles vibrateurs chez les Fourmis, après le vol nuptial. C. R. Acad. Sc., T. 142, 1906.

— Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs après le vol nuptial chez la reine de la Fourmi (Lasius niger). Limoges. Avec 13 pl. — C. R. Acad. Sc., T. 144, 1907.

Künckel d'Herculais, J., *Sur le développement des fibres musculaires striées chez les Insectes. C. R. Acad. Sc., T. 75, 1872.*

— Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris 1875—81.

Lubbock, J., *Arrangement of cutaneous muscles of the larvae of Pygaera bucephala. London 1858.*

Luks, C., *Ueber die Brustmuskulatur der Insekten. Jena. Zeitschr., Bd. 16, 1883.*
Lyonet, P., *Traité anatomique de la chenille, qui ronge le bois de saule. La Haye, 2e éd., 1762.*
Plateau, F., *Sur la force musculaire des Insectes. Bull. Acad. Roy. Belgique, (2) T. 20 et 22, 1865. 1866.*
— *Recherches sur la force absolue des muscles des Invertébrés. Bull. Acad. Belg., T. 7, 1884.*
Riley, W. A., *Muscle attachment to the body wall in the nymphs of Anax. Science, (2) Vol. 27, 1908.*
— *Muscle attachment in Insects. Ann. Ent. Soc. America, Vol. 1, 1908.*
Rombouts, J. E., *Ueber die Fortbewegung der Fliegen an glatten Flächen. Zool. Anz., 1884.*
Snethlage, E., *Ueber die Frage von Muskelansatz und der Herkunft der Muskulatur bei den Arthropoden. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 21, 1905.*
Stamms, R. H., *Ueber Muskelinsertionen. Anat. Anz., Bd. 34, 1909.*
Verson, E., *Insertionsweise der Muskeln. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 57, 1868.*
Voss, *Ueber den Thorax von Gryllus domesticus. Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügelgelenkes und dessen Bewegung. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 78 u. 95, 1904. 1912.*
Vosseler, J., *Untersuchungen über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden. Tübingen 1891.*
Woodworth, C. W., *The leg tendons of Insects. Amer. Natural., Vol. 42, 1908.*

16. Tonerzeugende Apparate.

Abicot, *Stridulation du Sphinx Atropos. Ann. Soc. ent. Fr., Bull. 50, 1843.*
Allard, H. A., *Stridulations of Orthoptera. Proc. Ent. Soc. Washington, 1911.*
Arrow, G. J., *Sound production in Lamellicorn beetles. Trans. Ent. Soc. London, 1904.*
Bach, M., *Die Wunder der Insektenwelt. Soest 1870.*
Bar, *Note controversive sur le sens de l'ouïe et sur l'organe de la voix chez les Insectes. Bruxelles 1873.*
Brocher, Fr., *L'appareil stridulatoire de l'Hydrophilus et du Berosus. Ann. Biol. lac., T. 5, 1912.*
Bugnion, E., *Le bruissement des Termites. Bull. Soc. ent. Suisse, 1912.*
Carlet, G., *Mémoire sur l'appareil musical de la Cigale. Ann. Sc. nat., (6) T. 5, 1887.*
Cobelli, R., *Le stridulazioni dell' Acherontia atropos L. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 52, 1902.*
Emery, C., *Zirpende und springende Ameisen. Biol. Centralbl., Bd. 13, 1893.*
Fabre, J. H., *Lebensgewohnheiten des weißgestirnten Decticus. Kosmos, Stuttgart 1905.*
— *Souvenirs entomologiques. La Cigale.*
Gahan, J. C., *Stridulating organs in Coleoptera. Trans. Ent. Soc. London, 1900.*
Gillmer, M., *Etwas über die Stimme des Totenkopfes. Ent. Zeitschr., 1903.*
Goureau, *Essai sur la stridulation des Insectes. Ann. Soc. ent. Fr., 1837.*
Graber, V., *Bemerkungen über die Gehör- und Stimmorgane der Heuschrecken und Cicaden. Wien. Sitzungsber., Bd. 66, 1872.*
— *Die abdominalen Tympanalorgane der Cicaden und Grylloden. Wien. Denkschr. d. math.-nat. Kl., Bd. 36, 1876.*
Haller, G., *Ueber einige bis jetzt weniger bekannte Tonapparate der Insekten. Der zool. Garten, Frankfurt a. M., 1874.*
Hampson, G. F., *On stridulation in certain Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London, 1892. — Psyche, Vol. 6.*
Handlirsch, *Zur Kenntnis der Stridulationsorgane bei Rhynchoten. Ann. d. K. nat. Hofmuseums, Bd. 15, 1900.*
Janet, Ch., *Sur la production des sons chez les Fourmis. Ann. Soc. ent. Fr., T. 62 et 63, 1893/94. — Sur l'appareil de stridulation de Myrmica rubra. Ibid.*
Karny, H., *Ueber das Schnarren der Heuschrecken. Stett. entom. Zeitschr., Bd. 69, 1908.*
Kreidel, A., *und* ***Regen, J.***, *Physiologische Untersuchungen über Tierstimmen. I. Stridulation von Gryllus campestris. Sitzungsber. der K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 114, 1905.*
Laboulbène, *Sur l'organe musical de la Chelonia pudica. Ann. Soc. ent. Fr., 1864.*
— *Observations sur le bruit ou le cri du Sphinx atropos. Ann. Sc. nat., (5) T. 3, 1874.*
Landois, *Tierstimmen. Freiburg i. B., 1874.*
Mayer, P., *Der Tonapparat der Cicaden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28, 1877.*
Morley, Cl., *Field notes on stridulation. Entom. month. Mag., 1902.*
Prochnow, O., *Die Lautapparate der Insekten. Berlin 1908.*

Riley, C. V., *The song notes of the periodical Cicada. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc., Vol. 34, 1885. Kansas City Rev.*
v. Siebold, C. Th. E., *Ueber das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. Arch. f. Naturg., Bd. 10, 1844.*
Scudder, S. H., *Notes on the stridulation of grasshoppers. Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 11, 1868. — The songs of the grasshoppers. Amer. Natur., Vol. 2.*
Sharp, D., *On stridulation in Ants. Trans. Ent. Soc. London, Part 2, 1893.*
Swinton, A. H., *Sound produced in Ageronia by a modification of the hook and bristle of the wings. Ent. month. Mag., 1877.*
Wasmann, E., *Lautäußerungen der Ameisen. Biol. Centralbl., Bd. 13, 1893.*
Wollaston, T. V., *On certain musical Curculios. 1860.*
Yersin, A., *Mémoire sur la stridulation des Orthoptères. Bull. Soc. Vaudoise Sc. nat., 1855.*

17. Geschlechtsorgane.

Berlese, A., *Ricerche supli organi genitali degli Ortotteri. Atti R. Accad. Lincei, (3) Vol. 11, 1882.*
Blatter, *Étude sur la structure histologique des glandes annexes de l'appareil mâle de l'Hydrophile. Arch. Anat. micr., T. 1, 1897.*
Blümme, E. R., *Beitrag zur Kenntnis der Genitalorgane der Psylloden. Zeitschr. Entom., Bd. 4, 1899.*
Bordas, L., *Sur l'appareil génital mâle des Hyménoptères (Apis, Vespa). C. R. Acad. Sc., 1893. — Appareil génital mâle des Bourdons. Bull. Soc. philom., 1893/94.*
— *Les glandes génitales mâles des Hyménoptères. Ann. Sc. nat., T. 20, 1895.*
— *Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères. Ann. Sc. nat., (8) T. 11, 1900. — Id., de quelques Cerambycidae. Ann. Soc. ent. Fr., 1900.*
— *Étude anatomique des organes générateurs mâles des Coléoptères à testicules composés et fasciculés. C. R. Acad. Sc., T. 130, 1900.*
— *Organes reproducteurs mâles de la Nèpe. C. R. Soc. Biol., T. 1, 1905.*
Brandt, A., *Ueber die Eiröhren der Blatta orientalis. Mém. Acad. St. Pétersbourg, T. 21, 1874. — Vergleichende Untersuchungen über die Eiröhren und die Eier der Insekten. Nachr. Fr. Naturw. Moskau, Bd. 22—24, 1876/77. — Ueber das Ei und seine Bildungsstätte. Leipzig 1878.*
Brass, A., *Das Ovarium und die ersten Entwickelungsstadien des Eies der viviparen Aphiden. Zeitschr. f. Naturw. Halle, 1882.*
Brehm, S., *Comparative Structure of the reproductive organs in Blatta germanica und Periplaneta orientalis. Horae Soc. ent. Ross., Vol. 8, 1880.*
Bresslau, E., *Der Samenblasengang der Bienenkönigin. Zool. Anz., Bd. 29, 1905.*
Brüel, L., *Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsausfuhrwege samt Annexen von Calliphora erythrocephala. Inaug.-Diss. Jena, 1897.*
Brunelli, G., *Sulla struttura dell' ovario dei Termitidi. Rend. Accad. Lincei, (5) Vol. 14, 1905.*
de Bruyne, *La cellule folliculaire du testicule d'Hydrophilus piceus. Anat. Anz., Bd. 16, 1899.*
Bugnion, E., *Anatomie de la reine et du roi-termite. Mém. Soc. zool. Fr., 1912.*
— *Le Termes horni. Rev. suisse de Zool., 1913. (Eierstock und Hoden.)*
— *Termitoxenia. Ann. Soc. ent. Belg., 1913. (Eierstock.)*
Cholodkovsky, N., *Ueber den Geschlechtsapparat von Nematois metallicus. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 42, 1885. — Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren. Zool. Anz., Jahrg. 15, 1892. — Ueber den Bau des Dipterenhodens. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 82, 1905. — Anatomie du testicule des Trichoptères (en russe). Rev. russe Ent. St. Pétersbourg — Zeitschr. wiss. Insektenbiol. Berlin, 1911.*
Daiber, Marie, *Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von Bacillus Rossii. Jena. Zeitschr., Bd. 39, 1905.*
Demandt, C., *Der Geschlechtsapparat von Dytiscus marginalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 103, 1912.*
Demodikoff, K., *Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens. Zool. Anz., 1902.*
Doyère, L., *Observations anatomiques sur les organes de la génération chez la Cigale femelle. Ann. Sc. nat., T. 7, 1837.*
Dufour, L., *Recherches anatomiques sur les Carabiques. Ann. Sc. nat., T. 6, 1825.*
— *Recherches anatomiques sur quelques Insectes coléoptères (Dermestines, Byrrhiens etc.). Appareil génital. Ann. Sc. nat., (2) T. 1, 1834.*
— *Anatomie générale des Diptères. Appareil génital. Ibid., (3) T. 1, 1844.*
— *Sur l'appareil génital mâle du Coraebus bifasciatus. Thomson, Arch. entom., T. 1.*
Dutrochet, R. J. H., *Observations sur les organes de la génération chez les Pucerons. Ann. Sc. nat., T. 30, 1833.*

Escherich, K., *Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57, 1894.*

Fénard, A., *Sur les annexes internes des Orthoptères. C. R. Acad., T. 122, 1896. — Bull. scient. France et Belg., T. 29, 1897.*

Govaerts, Paul, *Structure de l'ovaire des Insectes. Arch. de Biol., T. 28, 1913.*

Griffiths, A., *On the reproductive organs of Noctua pronuba. Proc. R. Soc. Edinburgh, Vol. 20, 1894.*

Gross, J., *Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 69, 1901. (Diss. 1900.) — Untersuchungen über die Histiologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb., Bd. 18, 1903. — Bemerkungen über den Bau des Ovariums von Ceratophyllus canis. Zool. Anz., Bd. 29, 1905. — Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 22, 1905.*

Grosse, F., *Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 42, 1885.*

Hegner, R., *The history of the germ-cells in the paedogenetic larva of Miastor. Science New York, Vol. 36, 1912. (Dipt.)*

Henneguy, F., *Les modes de reproduction des Insectes. Bull. Soc. phil. Paris, (9) T. 1, 1898/99.*

Heymons, R., *Ueber die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von Phyllodromia germanica. Zool. Anz., Bd. 13, 1890.*

— *Ueber den Genitalapparat und die Entwickelung von Hemimerus talpoïdes. Zool. Jahrb., Suppl. 15, 1912.*

Holmgren, N., *Ueber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von Staphylinus. Anat. Anz., Bd. 19, 1901. — Idem, von Silpha carinata. Ebenda, Bd. 22, 1903.*

— *Ueber vivipare Insekten. Zool. Jahrb., Bd. 19, 1903.*

Joly, E., *Sur l'appareil reproducteur des Ephémérines. C. R. Acad. Sc., T. 133, 1876. — Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 19, 1877.*

Jordan, K., *Anatomie und Biologie der Physopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47, 1888.*

Kluge, *Der männliche Geschlechtsapparat von Vespa germanica. Arch. f. Naturg., Jahrg. 61, 1895. (Inaug.-Diss. Leipzig.)*

Köhler, A., *Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 87, 1907.*

Korschelt, E., *Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellenelemente der Insektenovarien. Zool. Anz., 1885. — Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886.*

— *Zur Bildung der Eihüllen der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta, Bd. 51, 1887.*

— *Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.*

Koschewnikoff, G., *Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane der Honigbiene. Zool. Anz., Bd. 14, 1891.*

Koujowski, *Ueber die Entstehung des Eies bei Dytiscus. Protokolle Naturf. Ges. St. Petersburg, No. 314, 1895.*

Kulagin, N., *Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 69, 1901.*

Künckel d'Herculais, *Mécanisme physiologique de la ponte chez les Insectes orthoptères de la famille des Acridides. C. R. Acad. Sc. Paris, 1894.*

— *Un Diptère vivipare de la famille des Muscides à larves tantôt parasites, tantôt végétariennes. C. R. Acad. Sc., T. 144, 1907.*

Lecaillon, A., *Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des Insectes. Bull. Soc. ent. Fr., 1900/01.*

— *Recherches sur l'ovaire des Collemboles. Arch. Anat. micr., T. 4, 1901.*

— *Sur le testicule d'Anurophorus laricis. Bull. Soc. philom., (9) T. 4, 1902.*

— *Sur le testicule d'Anurida maritima. Bull. Soc. ent. Fr., 1902.*

— *Sur l'appareil reproducteur mâle des Collemboles. C. R. Assoc. Anat., 1902. — Bull. Soc. philom., T. 4, 1902. — Sur la ponte des œufs et la vie larvaire des Tabanides. Ann. Soc. ent. Fr., 1905 et 1911. — Les ovules définitifs et les cellules vitellogènes de l'ovaire des Collemboles. C. R. Assoc. Anat., 1913.*

Leuckart, R., *Ueber Bienenzwitter. Ber. 35. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte, 1864/65.*

— *Sexual reproduction of Cecidomyide larvae. Ann. Mag. nat. Hist., (3) Vol. 17, 1866.*

Leydig, T., *Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta, Bd. 33, 1867.*

Loew, H., *Beitrag zur anatomischen Kenntnis der inneren Geschlechtsteile der zweiflügeligen Insekten. Germars Zeitschr. f. Entom., Bd. 3, 1841.*

Loyez, Marie, *Histologie de l'ovaire chez la reine de la Fourmi: Lasius niger. C. R. Assoc. Anat., 1913.*

Lowne, B., *On the structure and development of the ovaries and their appendages in the blow-fly. Journ. Linn. Soc. London, Vol. 20, 1889.*

Mc Intire, S. J., *On the sexual apparatus of the male Acentropus. Trans Entom. Soc. London, 1872.*
Marchal, P., *Sur le réceptacle séminal de la Guêpe. Bull. Soc. entom. Fr., 1894.*
— *Étude sur la reproduction des Guêpes. C. R. Acad. Sc., 1893/95.*
Megušar, F., *Untersuchungen am weiblichen Geschlechtsorgan des Hydrophilus piceus. Zool. Anz., Bd. 25, 1902, und Bd. 30, 1906.*
Müller, F., *Die Zwitterbildung im Tierreiche. Kosmos, Bd. 77, 1904.*
Neveu-Lemaire, *Sur les réceptacles séminaux de quelques Culicides. Bull. Soc. zool. Fr., T. 27, 1902.*
Palmen, J. A., *Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten. Morph. Jahrb., Bd. 4, 1878.*
— *Ueber paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors 1884.*
Paulcke, W., *Ueber die Differenzierung der Zellenelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 14, 1900.*
Petersen, W., *Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren. Mém. Acad. St. Pétersbourg, T. 9, 1900. — Zur Morphogenese der doppelten Bursa copulatrix bei Schmetterlingen. Allg. Zeitschr. f. Entom., Bd. 6, 1901. — Zur Morphologie der Generationsorgane der Schmetterlinge. — Ueber die Spermatophoren der Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 88, 1907.*
Rajewsky, *Ueber die Geschlechtsorgane von Blatta orientalis. Nachr. K. Ges. Moskauer Univ., Bd. 16, 1875.*
v. Siebold, C., *Ueber die viviparen Musciden. Frorieps Notizen, Bd. 3, 1837.*
— *Ueber die weiblichen Geschlechtsorgane der Tachinen. Arch. f. Naturg., Bd. 4, 1838.*
— *Ueber die inneren Geschlechtswerkzeuge der viviparen und oviparen Blattläuse. Frorieps Notizen, Bd. 12, 1839. — Ueber die Fortpflanzungsweise der Libellulinen. Germars Zeitschr. f. Entom., Bd. 2, 1840. — Ueber das Receptaculum seminis der Hymenopterenweibchen. Ebenda, Bd. 4, 1843.*
Stein, F., *Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.*
Stitz, H., *Der Genitalapparat der Microlepidopteren. Zool. Jahrb., Bd. 14, 1900/01; Bd. 15, 1901/02. — Genitalapparat der Lepidopteren. Zool. Anz., Bd. 27, 1904.*
— *Zur Kenntnis des Genitalapparates der Trichopteren. Zool. Jahrb., Bd. 20, 1904. — der Panorpaten. Ebenda, Bd. 26, 1908. — der Neuropteren. Ebenda, Bd. 27, 1909.*
Tichomiroff, A., *Bau der Sexualdrüsen und Entwickelung der Sexualprodukte bei Bombyx mori. Zool. Anz., Jahrg. 3, 1880.*
— *Zur Anatomie des Insektenhodens. Zool. Anz., Bd. 21, 1898.*
Vosseler, J., *Ueber Zwitterbildungen bei Insekten. Jahresber. Ver. Württemberg, Bd. 49, 1893.*
Wesché, W., *The male organs of the flies Scatophaga lutaria and stercoraria. Journ. Quekett Micr. Club, Vol. 8, 1903.*
v. Wielowiejski, H., *Zur Morphologie des Insektenovariums. Zool. Anz., Jahrg. 9, 1886.*
— *Ueber nutritive Verbindungen der Eizellen mit Nährzellen im Insektenovarium. Wien. Sitzungsber., Bd. 113, 1904. — Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwickelungsgeschichte des Insektenovariums. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 16, 1905. — Bull. Acad. Cracovie, T. 15—17, 1908.*
Zander, E., *Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 67, 1900. — Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren. Ebenda, Bd. 70, 1901. — Zum Genitalapparat der Lepidopteren. Zool. Anz., Bd. 28, 1905. — Der männliche Genitalapparat der Butaliden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 79, 1905.*

18. Begattungsorgane, Legeapparate.

Adler, *Legeapparat und Eierlegen der Gallwespen. Deutsche entom. Ztg., Jahrg. 21, 1877.*
Audouin, J., *Observations sur les organes copulateurs mâles des Bourdons. Ann. gén. d. Sc. phys., T. 8, 1821.*
Bugnion, E., *Les œufs pédiculés et la tarière de Rhyssa persuasoria. C. R. 6me Congrès intern. Zool. Berne, 1904. — Les œufs pédiculés du Cynips Tozae et du Synergus Reinhardi. Bull. Soc. entom. Suisse, T. 11, 1906. — Bull. Soc. vaud., T. 42, 1907.*
Chadima, J., *Ueber die Homologie zwischen den männlichen und weiblichen äußeren Sexualorganen der Orthoptera saltatoria. Mitt. d. Naturw. Ver. f. Steiermark, 1872.*
Chapman, *The Entomologist Record, 1909 (Begattungsorgane der Lepidopteren).*
Eaton, A., *Remarks upon the homologies of the Ovipositor. Trans. Entom. Soc. London, 1868.*
Graber, V., *Die Aehnlichkeit im Baue der äußeren weiblichen Geschlechtsorgane bei Locustiden und Acridiern. Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss. Wien, 1870.*

Kraatz, G., *Ueber das männliche Begattungsglied der europäischen Cetoniiden und seine Verwendbarkeit für deren scharfe spezifische Unterscheidung. Deutsche entom. Zeitschr., Bd. 25, 1881.*

Lacaze-Duthiers, H., *Recherches sur l'armure génitale femelle des Insectes. Ann. d. Sc. nat., T. 12. 14. 17. 19, 1849/53.*

Lindemann, C., *Vergleichend-anatomische Untersuchung über das männliche Begattungsglied der Borkenkäfer. Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 1875.*

Ormancey, *Recherches sur l'étui pénial considéré comme limite de l'espèce dans les Coléoptères. Ann. Sc. nat., (3) Zool., T. 12, 1849.*

Packard, A., *On the structure of the ovipositor and homologous parts in the male Insects. Proceed. Boston Soc. nat. hist., Vol. 11, 1868.*

Radoszkowski, O., *Révision des armures copulatrices des mâles du genre Bombus. Bull. Soc. Natur. Moscou, T. 49, 1884. — Révision des armures copulatrices des mâles de la tribu des Chrysides. Horae Soc. ent. Ross., T. 23, 1889.*

Regimbart, *Recherches sur les organes copulateurs et les fonctions génitales dans le genre Dytiscus. Ann. Soc. ent. Fr., 1877.*

Reverdin, J. L., *Note sur l'armure génitale mâle de quelques Hespéries paléarctiques. Bull. Soc. lépid. Genève, 1910.*

Saunders, E., *Further notes on the terminal segments of aculeate Hymenoptera. Trans. Entom. Soc. London, 1884.*

Scudder, S. H., *and* **Burgess, E.,** *On asymmetry in the appendages of hexapod Insects, (genus Nisoniades). Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 13, 1871.*

Sharp, P., *On the structure of the terminal segment in some male Hemiptera. Trans. Ent. Soc. London, 1890.*

— *and* **Muir, F.,** *The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. Trans. Entom. Soc. London, 1912.*

v. Siebold, C., *Ueber den taschenförmigen Hinterleibsanhang der weiblichen Schmetterlinge von Parnassius. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 3, 1850.*

Wesche, W., *The genitalia of both the sexes in Diptera, and their relation to the armature of the mouth. London Trans. Lin. Soc., Vol. 9, 1906.*

19. Stachel- und Giftapparate.

Beyer, O. W., *Der Giftapparat von Formica rufa. Jena. Zeitschr., Bd. 25, 1890.*

Bordas, L., *Glandes à venin des Insectes hyménoptères. Paris 1897.*

Carlet, G., *Sur une nouvelle pièce de l'aiguillon des Mellifères et sur le mécanisme de l'expulsion du venin. C. R. Acad. Sc., T. 99, 1884.*

— *Mémoire sur le venin et l'aiguillon de l'Abeille. Ann. Sc. nat., (7) T. 9, 1890.*

Cholodkowsky, *Ueber den Hummelstachel und seine Bedeutung für die Systematik. Zool. Anz., Bd. 10, 1874.*

Dewitz, H., *Vergleichende Untersuchungen über Bau und Entwickelung des Stachels der Honigbiene und der Legescheide der grünen Heuschrecke. Inaug.-Diss. Königsberg, 1874.*

— *Ueber Bau und Entwickelung des Stachels der Ameisen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28, 1877.*

Fengger, H., *Anatomie und Physiologie des Giftapparates bei den Hymenopteren. Arch. f. Naturg., Bd. 29, 1863.*

Foerster, E., *Vergleichend-anatomische Untersuchungen über den Stechapparat der Ameisen. Zool. Jahrb. (Anat.), Bd. 34, 1912.*

Forel, A., *Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, Suppl., 1878.*

Janet, C., *Aiguillon de Myrmica rubra. Appareil de fermeture de la glande à venin. Paris 1898.*

Kraepelin, K., *Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und die Entwickelung des Stachels der bienenartigen Tiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 23, 1873.*

Lambrecht, A., *Sämtliche Teile des Stechapparates im Bienenkörper und ihre Verwendung zu technischen und vitalen Zwecken. Bienenwirtsch. Centralbl., Jahrg. 7, 1871.*

Solmann, Aug., *Der Bienenstachel. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 13, 1863.*

20. Entwickelung.

Adler, H., *Ueber den Generationswechsel der Eichengallwespen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 35, 1881.*

Ayers, H., *On the development of Oecanthus niveus and its parasite, Teleas. Boston. Soc. nat. Hist., Vol. 3, 1884.*

v. Baehr, W. B., *Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti. Arch. f. Zellforsch., Bd. 3, 1909.*

Balbiani, G., *Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. Rec. zool. Suisse, T. 2, 1885.*
— *Sur les conditions de la sexualité chez les Pucerons. Interm. d. Biol., T. 1, 1898.*
— *et* **Signoret,** *Sur la reproduction du Puceron brun de l'Erable. C. R. Acad. Sc., T. 64, 1867.*
Barrois, J., *Développement des Podurelles. Ass. Fr. Avanc. Sc. 7e sess., 1879.*
Bessels, E., *Studien über die Entwickelung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 17, 1867.*
Beyerinck, M. W., *Beobachtungen über die ersten Entwickelungsphasen einiger Cynipidengallen. Verh. Acad. Wet. Amsterdam, 1882.*
— *Ueber Gallbildung und Generationswechsel bei Cynips calicis. Verh. Acad. Wet. Amsterdam, 1896.*
Bobretzky, N., *Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 31, 1878.*
Brandt, A., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. Mém. Acad. St. Pétersb., T. 13, 1869.*
— *Die Blastodermelemente und Dotterballen der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 17, 1880.*
Bruce, A. T., *Observations on the embryology of Insects and Arachnids. Memorial Vol. Baltimore, 1887.*
Bugnion, E., *Le développement postembryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'Encyrtus fuscicollis. Recueil zool. Suisse, T. 5, 1891.*
Bütschli, O., *Zur Entwickelungsgeschichte der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 20, 1870.*
— *Bemerkungen über die Entwickelungsgeschichte von Musca. Morph. Jahrb., Bd. 14, 1888.*
Carrière *und* **Bürger,** *Die Entwickelungsgeschichte der Mauerbiene. Act. Leop.-Carol. Acad., Bd. 69, 1897.*
Claypole, A. M., *The embryology and oogenesis of Anurida maritima. Journ. Morph., Vol. 14, 1898.*
Cholodkowsky, N., *Ueber die Bildung des Entoderms bei Blatta germanica. Zool. Anz., Jahrg. 11, 1888.*
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 48, 1889.*
— *Die Embryonalentwickelung von Blatta germanica. Mém. Acad. St. Pétersbourg, (7) T. 38, 1890. — Biol. Centralbl., Bd. 10.*
— *Ueber die Entwickelung des zentralen Nervensystems bei Blatta germanica. Zool. Anz., Bd. 14, 1891.*
Dareste, C., *Note sur le développement du vaisseau dorsal chez les Insectes. Arch. Zool. exp., T. 2, 1873.*
Deegener, P., *Entwickelung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 68, 1900.*
— *Die postembryonale Entwickelung des Insektendarms. Zool. Anz., Bd. 26, 1903.*
Dohrn, A., *Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 20, 1870.*
Escherich, K., *Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta, Bd. 77, 1901.*
Fabre, J. H., *L'hypermétamorphose et les mœurs des Méloïdes. Ann. Sc. nat., (4) T. 7, 1857.*
Feyer, O., *Die postembryonale Entwickelung des Zentralnervensystems von Agelastica alni. Diss. Berlin, 1912.*
Folsom, J. W., *Segmentation of the Insect head. Psyche, Vol. 8, 1899.*
— *The development of the mouth-parts of the collembolan Orchesella cincta, — of Anurida maritima. Bull. Mus. comp. Zool., Vol. 35. 36, 1899—1900.*
Fuchs, G., *Generationsfragen bei Rüsselkäfern. Naturw. Z. Landw. Stuttgart, Bd. 10, 1912.*
Ganin, *Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 19, 1869.*
— *Arbeiten 5. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte Warschau, 1876. (Russisch.)*
— *Referat von Hoyer, in: Jahresb. d. Anat. u. Physiol., Bd. 5, 1876. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28, 1877.*
— *Ueber die Embryonalhülle der Hymenopteren- und Lepidopterenembryonen. Mém. Acad. St. Pétersbourg, (7) T. 14.*
Geise O., *Entwickelungsgeschichte der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 40, 1884.*
Giard, A., *La castration parasitaire. Bull. Sc. Nord and Belg., T. 19, 1889.*
Grimm, O., *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung von Chironomus. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg, 1870.*
Hatschek, B., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Lepidopteren, 1877.*
Heider, K., *Ueber die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus piceus L. Abhandl. der Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, 1885/86.*

Henking, H., *Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwickelung bei Pyrrhocoris apterus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 51, 1891.*

Herold, M. J. D., *Entwickelungsgeschichte der Schmetterlinge, anatomisch und physiologisch bearbeitet. Kassel und Marburg 1815.*

Heymons, R., *Ueber die Bildung der Keimblätter bei den Insekten. Sitzungsber. d. K. preuß. Akad. zu Berlin, 1894.*

— *Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abh. Akad. Berlin, 1895.*

— *Die Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren. Monographisch bearbeitet. Jena 1895.*

— *Ueber die Fortpflanzung und Entwickelungsgeschichte der Ephemera vulgata. Sitzungsb. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1896.*

— *Grundzüge der Entwickelung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anh. zu den Abh. K. Akad. d. Wiss. Berlin, 1896.*

— *Ueber Flügelbildung bei der Larve von Tenebrio molitor. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1896.*

— *Entwickelungsgesch. Untersuchungen an Lepisma saccharina. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1897.*

— *Bildung und Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde, 1897. — Zusammensetzung des Insektenkopfes. Ebenda.*

— *Ueber die Organisation und Entwickelung von Bacillus rossii. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Berlin, Bd. 16, 1897.*

— *Beiträge zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta, Bd. 74, 1899.*

— *Die Entstehung der Geschlechtsdrüsen von Phyllodromia germanica. Diss. Berlin, 1891.*

— *Die Entwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane von Phyllodromia germanica. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 53, 1891.*

— *Eine Placenta bei einem Insekt (Hemimerus). Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1909.*

Janet, Ch., *Sur l'ontogénèse de l'insecte. Limoges 1909.*

Jaworovski, *Ueber die Entwickelung des Rückengefäßes und speziell der Muskulatur bei Chironomus. Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Bd. 80, 1879.*

Joly, N., *Étude sur l'embryogénie des Ephémères. Mém. Acad. Toulouse, 1876. — C. R. Acad. Sc., T. 132. — Ann. Mag. nat. Hist., (4) Vol. 17.*

Kahle, W., *Die Paedogenesis der Cecidomyiden. Zoologica, Stuttgart, 1908.*

Karawaiew W., *Zur embryonalen Entwickelung von Pyrrhocoris apterus. Nachr. der Naturf. Ges. in Kiew, Bd. 13, 1893.*

Kessler, H. F., *Die Entwickelungs- und Lebensgeschichte von Chaitophorus (Aphis) aceris. Nova Acta, Bd. 51, 1886.*

Kölliker, A., *Entwickelung des Herzens bei Gryllotalpa. Zool. Anz., Bd. 6, 1883.*

Korotneff, A., *Die Embryologie der Gryllotalpa. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1885.*

— *Entwickelung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biol. Centralbl., Bd. 14, 1894.*

Korschelt, E., *Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insektenovariums. Zool. Anz., 1885. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886.*

— *Zur Bildung der Eihüllen, der Mikropylen und Chorionanhänge bei den Insekten. Nova Acta, Bd. 51, 1887.*

Korschelt und **Heider**, *Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena, 1891—1902.*

Kowalewsky, A., *Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwickelung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.*

Lécaillon, A., *Recherches sur l'œuf et sur le développement de quelques Chrysomélides. Thèse. Arch. Anat. micr. Paris, 1898.*

— *Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des Insectes. Bull. Soc. entom. Fr., 1900, p. 96. 152. 205.*

Leuckart, R., *Die Fortpflanzung und Entwickelung der Pupiparen. Abh. d. Naturf. Ges. zu Halle, 1858.*

— *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyienlarven. Arch. f. Naturg., Bd. 31, 1865.*

Lichtenstein, J., *Considérations nouvelles sur la génération des Pucerons. Paris 1878.*

Lubbock, J., *On the ova and pseudova of Insects. Phil. Trans., Vol. 149, 1859,*

Marchal, P., *La reproduction et l'évolution des Guêpes sociales. Arch. Zool. exp., 1896. — Castration nutriciale chez les Hyménoptères sociaux. C. R. Soc. Biol., 1897.*

— *Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. II. Platygaster. Arch. Zool. exp., (4) T. 2 et 4, Paris 1904—06.*

Marshall, Wm. S., *A study of the follicular epithelium from the ovary of the walking sticks, Diapteromera femorata. Arch. f. Zellf., 1909.*

Melnikow, N., *Beiträge zur Embryoanalentwickelung der Insekten. Troschels Arch. f. Naturg., Bd. 35, 1869.*
Metschnikoff, F., *Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 16, 1866.*
Noack, W., *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 70, 1901.*
Nusbaum, J., *Zur Entwickelungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz., Bd. 5, 1882.*
Oulganine, W. N., *Sur le développement des Podurelles. Arch. Zool. exp., T. 4, 1875.*
Packard, A., S., *Embryological studies. Mem. Peabody Acad. Sc. Salem, Vol. 1, 1871.*
Pagenstecher, A., *Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 14, 1864.*
Patten, W., *The development of Phryganids. Inaug.-Diss. London, 1884.*
— *The development of Phryganids with a prelimary note on the development of Blatta germanica. Quart. Journ micr. Sc., 1884.*
Riley, W., *The embryological development of the head of Blatta. Amer. Natur., Vol. 38, 1904.*
Ryder, J. A., *The development of Anurida maritima. Amer. Natur., Vol. 20, 1886.*
Salnig, T., *Zur Kenntnis der Entwickelung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor L. Diss. Marburg, 1906.*
Schneider, A., *Ueber die Entwickelung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beitr. v. A. Schneider, Bd. 1, 1885. — Geschlechtsorgane und Metamorphose des Herzens. Ebenda.*
Silvestri, *Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parasiti. Portici 1906–08.*
Spichardt, *Beitrag zu der Entwickelung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführungsgänge bei Lepidopteren. Verh. Naturh. Ver. Rheinlands, Jahrg. 43, 1886.*
Tichomiroff, A., *Die künstliche Parthenogenesis bei Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1886.*
— *Aus der Entwickelungsgeschichte der Insekten. Festschr. f. Leuckart, Leipzig 1892.*
Uzel, H., *Studien über die Entwickelung der apterygoten Insekten, 1898.*
Verson, E., *Zur Entwickelung des Verdauungskanals beim Seidenspinner. Zool. Anz., 1898. — La evoluzione del tubo intestinale nel Filugello. Padova 1898.*
— *Zur Entwickelung des Verdauungskanals von Bombyx mori. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 82, 1905.*
Viallanes, M. H., *Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes qui accompagnent le développement postembryonnaire. Ann. Sc. nat., (6) T. 14, 1882.*
— *Développement embryonnaire de la Mante religieuse. Rev. biol. du Nord, T. 2. — Ann. Sc. nat., T. 11, 1890/91.*
Voeltzkow, A., *Entwickelung im Ei von Musca vomitoria und Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwickelung im Ei bei Insekten. Arb. zool. Inst. Würzburg, 1889.*
Wagner, N., *Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insektenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 12, 1860.*
Weismann, A., *Die Entwickelung der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 13, 1863.*
Wheeler, W. M., *The embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. Morph., Vol. 3, 1889.*
— *New glands in the Hemipterous-embryo. Amer. Natur., Vol. 24, 1890.*
— *A contribution to Insect embryology. Journ. Morph., Vol. 8, 1893.*
Wielowiejski, *Das Keimbläschenstadium des Geschlechtskernes. Zool. Anz., 1886.*
Will, L., *Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten. Zool. Anz., Bd. 7, 1884.*
de Winter, L., *Études sur l'ovogénèse chez les Podures. Arch. de Biol., T. 28, 1913.*
Zaddach, *Entwickelungsgeschichte des Phrygani deneies. Berlin 1854.*

21. Metamorphose.

Anglas, J., *Sur l'histolyse et l'histogénèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol., 1898. — Bull. sc. France et Belg., T. 34, 1900 — Bull. Soc. entom. Fr., 1901. — Arch. Anat. micr., T. 4, 1902.*
Barber, H. S., *Observations on the life-history of Micromalthus debilis. Proc. Entom. Soc. of Washington, Vol. 15, 1913. — The remarkable life-history of a new family (Micromalthidae) of beetles. Proc. Biol. Soc. of Washington, Vol. 26.*
Bataillon, E., *La théorie des métamorphoses de Ch. Pérez. Bull. Soc. entom. Fr., févr.-mars 1900.*
Bauer, V., *Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb., Anat., Bd. 20, 1904. — Arb. Zool. Inst. Freiburg i./B., 1904.*

Berlese, A., *Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. Riv. Pat. veg., 1900—01.*

Boas, J. E., *Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten. Zool. Jahrb., Bd. 12, 1899.*

Brandt, E., *Ueber die Metamorphose des Nervensystems der Insekten. Horae Soc. entom. Ross., T. 15, 1879.*

Brunelli, G., *Sul significato della metamorfosi negli Insetti. Riv. Ital. Sc. nat., 1902.*

de Bruyne, C., *Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. Arch. de Biol., T. 15, 1898.*

Conte, A., et **Vaney, C.,** *Production expérimentale de Lépidoptères acéphales. C. R. Acad. Sc. Paris, 1911.*

Cros, A., *Hypermetamorphose. Feuilles jeunes Natur. Paris, T. 42, 1912. — Mœurs et évolution du Meloe majalis. Bull. Soc. d'hist. nat. de l'Afrique du nord. Année 4.*

Deegener, P., *Die Entwickelung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. I. Cybister Roeselii. Zool. Jahrb., Bd. 20, 1904. II. Malacosoma castrense. Bd. 26, 1908. — Die Metamorphose der Insekten. Leipzig u. Berlin 1909. — Wesen und Bedeutung der Metamorphose bei den Insekten. Leipzig 1910.*

Dewitz, H., *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Gliedmaßenbildung bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, Suppl., 1878. — Ueber die Flügelbildung bei Phryganen und Lepidopteren. Berl. entom. Zeitschr., Bd. 25, 1881.*

— Veränderung der Verpuppung bei Insektenlarven. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 11, 1901.

Dewitz, J., *Untersuchungen über die Verwandlung der Insektenlarven. Arch. f. Anat. u. Physiol. (Physiol.), 1902.*

— Recherches expérimentales sur la métamorphose des Insectes. C. R. Soc. Biol., 1902.

Dubois, R., et **Couvreur, E.,** *Études sur le ver à soie pendant la période nymphale. Ann. Soc. Lin. Lyon, 1901.*

Fabre, J. H., *Études sur l'instinct et les métamorphoses des Sphégiens. Ann. Sc. nat., (4) T. 6, 1856. — Mémoire sur l'hypermétamorphose et les mœurs des Méloïdes. Ann. Sc. nat., (4) T. 7. 9, 1857/58.*

Gonin, J., *Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., T. 30, 1894.*

Heymons, R., *Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zu anderen Arthropoden. Ergeb. Fortschr. Zool., Bd. 1, 1907.*

Hufnagel, A., *Métamorphose des muscles chez les Tinéides. C. R. Soc. Biol., 1912.*

— Métamorphose de l'appareil séricigène de l'Hyponomeuta padella. Ibid., 1913.

— Métamorphose des tubes de Malpighi. Ibid.

Hurst, C. H., *The pupal stage of Culex. Inaug.-Diss. Leipzig, 1890.*

— On the life history and development of a Gnat. Trans. Manchester Micr. Soc., 1890.

— The postembryonic development of a Gnat (Culex). Proc. Liverpool Biol. Soc., Vol. 4, 1890.

Janet, C. H., *Sur l'origine du tissu adipeux imaginal pendant la nymphose chez les Muscides. Bull. Soc. entom. Fr., 1907.*

Joly, N., *Sur l'hypermétamorphose de Palingenia virgo: analogie de cette larve avec les Crustacés. Mém. Soc. Toulouse, (7) T. 3. — Ann. Sc. nat., (5) T. 15, 1871.*

— Sur le prétendu Crustacé (Prosopistoma Latr.) qui n'est autre qu'un Insecte. Ibid., T. 16, 1872.

Karawajew, W., *Die nachembryonale Entwickelung von Lasius flavus. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 2, 1906.*

Klapálek, Fr., *Metamorphose der Trichoptera. Prag 1888.*

Kolbe, H. J., *Ueber vorschnelle Entwickelung (Prothetelie) von Puppen und Imago-Organen bei Lepidopteren und Coleopterenlarven. Allg. Zeitschr. f. Entom., Bd. 8, 1903, p. 1—9. 25—30.*

Korotneff, A., *Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biol. Centralbl., Bd. 12, 1892.*

Kowalevsky, A., *Zum Verhalten des Rückengefäßes und des guirlandenförmigen Zellstranges der Musciden während der Metamorphose. Biol. Centralbl., Bd. 6, 1886/87.*

— Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwickelung der Musciden. I. Teil. Zool. Anz., Bd. 8, 1885. — Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.

Künckel d'Herculais, J., *Métamorphoses du Gymnosoma rotundatum. Ann. Soc. entom. Fr., 1879. — Les métamorphoses des Mylabres. C. R. Acad. Sc., 1890.*

— Rôle de l'air dans le mécanisme physiologique de l'éclosion. C. R. Acad. Sc., 1890.

— Mécanisme de l'éclosion, des mues et de la métamorphose chez les Orthoptères. C. R. Acad. Sc., T. 110, 1892. — Observations sur l'hypermétamorphose ou hypnodie des Cantharidiens. C. R. Acad. Sc., 1894. — Ann. Soc. entom. Fr., 1894.

Lameere, A., *La raison d'être des métamorphoses chez les Insectes. Ann. Soc. entom. Belg., T. 43, 1899.*

Metschnikoff, E., *Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arb. Zool. Inst. Wien, 1883/84.*

Miall, L. C., *and* **Hammond, A. R.**, *The development of the head of Chironomus. Trans. Linn. Soc. London, (2) Vol. 5, 1892.*

Pantel, J., *Recherches sur les Diptères à larves entomobies. La Cellule, T. 26, 1909.*

Pancritius, P., *Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwickelung bei den Insekten. Inaug.-Diss. Königsberg, 1884.*

Pérez, Ch., *Sur la métamorphose des Insectes. Bull. Soc. entom. Fr., 1899.*

— *Recherches hist. sur la métamorphose des Muscides. Arch. Zool. exp., (5) T. 4, 1910.*

— *Contribution à l'étude des métamorphoses. Bull. sc. Fr. et Belg., 1902.*

— *La signification phylétique de la nymphe chez les Insectes métaboles. Ibid., 1910.*

Petersen, W., *Die Entwickelung des Schmetterlings nach dem Verlassen der Puppenhülle. Deutsche entom. Zeitschr., 1891.*

de Peyerimhoff, P., *Un cas de prothétélie. Bull. Soc. entom. Fr., 1911.*

Pratt, Henry S., *Imaginal discs in Insects. Psyche, Vol. 8, 1897.*

Ratzeburg, F. T. C., *Ueber Entwickelung der fußlosen Hymenopterenlarven, mit besonderer Rücksicht auf die Gattung Formica. Nova Acta, 1832.*

van Rees, J., *Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von Musca vomitoria. Zool. Jahrb., Bd. 3, 1888.*

Rehberg, A., *Ueber die Entwickelung des Insektenflügels an Blatta germanica. Marienwerder 1886.*

Rengel, C., *Veränderungen des Darmepithels bei Tenebrio molitor während der Metamorphose. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 62 u. 63, 1896/97.*

Schindler, A., *Die Metamorphose der Insekten. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 75, 1903.*

Siltala, A. J., *Trichopterologische Untersuchungen. (Postembryonale Entwickelung.) Zool. Jahrb., Bd. 9, Suppl., 1907.*

Vaney, C., *Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Paris 1902.*

— *et* **Maignon**, *Contribution à l'étude physiologique des métamorphoses du ver à soie. Rapp. Lab. d'Études de la soie, T. 12, 1906.*

Verson, E., *Der Schmetterlingsflügel und die sogenannten Imaginalscheiben desselben. Zool. Anz., Bd. 13, 1890.*

— *Evoluzione postembrionale degli arti cefalici e toracali nel Filugello. Venezia 1904.*

Viallanes, H., *Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes qui accompagnent le développement postembryonaire. Ann. Sc. nat., (6) T. 14, 1882.*

Wahl, B., *Ueber die Entwickelung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 70, 1901.*

Weismann, A., *Die nachembryonale Entwickelung der Musciden nach Beobachtungen an Musca vomitoria und Sarcophaga carnaria. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 14, 1864.*

— *Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Ebenda, Bd. 16, 1866.*

22. Phylogenie.

Berlese, A., *L'antichità degli Insetti. Gli Insetti, Vol. 2, 1912.*

Börner, *Die phylogenetische Bedeutung der Protura. Biol. Centralbl., Bd. 30, 1910.*

Brauer, F., *Betrachtungen über die Verwandlungen der Insekten im Sinne der Deszendenztheorie. Verh. k. k. Zool. bot. Ges. Wien, 1869.*

— *Ansichten über die paläozoischen Insekten und deren Deutung. Wien 1886.*

Bugnion, E., *Dans Favre: Faune Col. Valais. Introd., p. 34. Mém. Soc. helv. Sc. nat., 1890.*

Eimer, G. H., *Die Artbildung und Verwandtschaft bei Schmetterlingen. 2 Teile. Jena 1889—95.*

Enderlein, *Phylogenie und Klassifikation der Plecopteren. Leipzig 1910.*

Forel, A., *Aperçu sur la distribution géographique et la phylogénie des Fourmis. 1er Congrès intern. d'Entom. Bruxelles, 1911.*

Grassi, B., *I progenitori dei Miriapodi et degli Insetti. Boll. Soc. ent. Ital., Vol. 18, 1886; Vol. 19, 1887. — Atti R. Accad. Lincei, 1887.*

Handlirsch, A., *Zur Phylogenie der Hexapoden. Wien. Sitzungsber., Bd. 112, 1903.* — *Zum System der Hexapoden. Leipzig 1904. — Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig 1906/08. — Verh. I. entom. Kongr., 1911.*

Holmgren, N., *Termitenstudien. IV. Monographie der Termiten der orientalischen Region (Phylogenie). K. Svenska vetensk. Handl., Bd. 50, 1913.*

v. Kennel, J., *Die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden. Schriften der Naturf. Ges. Dorpat, 1891.*

Lubbock, J., *On the origin and metamorphoses of Insects. London 1874.*

— *Ursprung und Metamorphose der Insekten. Jena 1876.*

Mayer, P., *Phylogenie der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 10, 1875/76.*

Packard, A., *Genealogy of Insects. Amer. Natur., 1883.*

Reuter, O. M., *Phylogenie der Miriden. Acta Soc. sc. Fennicae, T. 37, 1910.*

v. Rosen, K., *Die fossilen Termiten. Trans. II. entom. Kongr., 1912.*

Schoch, G., *Ueber die Gruppierung der Insekten. Bull. Soc. entom. Suisse, T. 7, 1887.*

Speyer, A., *Zur Genealogie der Schmetterlinge. Stett. entom. Zeitschr., 1870.*

Tower, W. L., *An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa. Washington 1906.*

Wood-Mason, J., *Morphological notes bearing on the origin of Insects. Trans. Ent. Soc. London, 1879.*

Nachtrag.

Arnhart, L., *Anatomie und Physiologie der Biene. Wien 1906.*

Blochmann, F., *Ueber den Generationszyklus von Chermes abietis. Biol. Centralbl., 9, 1889.*

Cheshire, Fr., *Bees and Beekeeping. London 1886.*

Gayets et **Vaney**, *Quelques observations sur l'hypoderme du bœuf. R. R. Acad. Sc., 1912.*

Göldi, E., *Der Ameisenstaat. Leipzig-Berlin 1911.*

Grassi, B., *Contributo alla conoscenza delle Filloserine. Roma 1912.*

Hoffmann, R. W., *Zur Embryonalentwicklung der Strepsipteren. Nachr. K. Ges. Wiss. Göttigen 1913.*

Janet, Ch., *Recherches sur l'anatomie de la Fourmi (Constitution de la tête). Paris 1900.*

— *Anatomie de la tête du Lasius niger. Limoges 1905.*

v. Linden, Gräf. M., *Einfluß des Stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf Flügelfärbung und Zeichnung des Falters. Arch. Rassenb. I, 1904.*

Marchal, P., *Contribution à l'étude de la biologie des Chermes. Ann. Sc. nat., 1913.*

Miall and **Denny**, *The structure and life-history of the Cockroach. London 1886.*

Morgan, Anna Haven, *A contribution to the biology of the May-flies. Ann. entom. Soc. America, Vol. 6, 1913.*

Silvestri, F., *Materiali per lo studio dei Tisanuri. Portici 1910.*

de Sinéty, *Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. Lierre 1901.*

Standfuss, M., *Die Resultate 30-jähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Schweiz. naturf. Ges., 1905.*

— *Die Umgestaltung der Schmetterlinge durch Temperaturexperimente. Meyers Konvers.-Lexikon, 1909.*

— *Einige Ergebnisse aus Zuchtexperimenten mit Lepidopterenmutationen. Études de Lépidoptérologie comparée d'Oberthür à Rennes, 1909.*

Wheeler, W. M., *Ants, their structure, development and behaviour. New York 1910.*

Hexapoda.

Inhaltsübersicht.

I. Anhang zum Stamme der Arthropoden.

Die Pantopoden (Pycnogoniden).

Von

Dr. **Marie Daiber**, Zürich.

Mit 4 Figuren im Text.

Der Körperstamm ist im Vergleich zu den langen und schlanken Gliedmaßen äußerst reduziert und zerfällt in drei Abschnitte. Schnabel, Rumpf und Hinterleib. Der Schnabel ist eine Abgliederung des vordersten Rumpfsegmentes. An seiner Spitze liegt der von 3 Lippen umstellte Mund. und in seinem Innern birgt er den größten Teil des Vorderdarmes (Reusenapparat). Er besteht aus drei sich der Länge nach aneinander legenden Stücken, einem oberen medianen und zwei unteren seitlichen. Am Rumpf läßt sich ein vorderer, aus mehreren verschmolzenen Segmenten bestehender Abschnitt und ein hinterer segmentierter Teil unterscheiden. Ersterer trägt 4 Extremitätenpaare, letzterer weist 3 freie Segmente auf mit je einem Gliedmaßenpaar. Sämtliche Rumpfgliedmaßen sind an seitlichen Ausstülpungen oder Fortsätzen des Rumpfes eingelenkt. Der Hinterleib ist ungegliedert. kurz, stummelförmig, gliedmaßenlos.

Extremitäten. Typisch kommen 7 Paar Extremitäten vor (Fig. 1). Die erste Extremität (Cheliceren) (I) wird vom Gehirn aus innerviert. Embryologische Untersuchungen haben jedoch dargetan, daß bei der Larve die Cheliceren ihre Nerven vom 1. Bauchganglienpaar empfangen. das in die Schlundkonnektive verlagert erscheint. Daraus ergibt sich, daß die beim erwachsenen Tier zu beobachtenden Verhältnisse sekundär dadurch zustande kommen, daß das 1. Bauchganglion dem Gehirn sich anlagert, ähnlich wie dies für die Ganglien der 2. Antennen bei den Crustaceen und diejenigen der Cheliceren bei den Arachnoiden nachgewiesen ist. Auch die dorsale Lage der Pantopoden-Cheliceren ist eine sekundäre. Das 1. Extremitätenpaar endigt bei jungen Tieren mit einer Schere, ist beim Erwachsenen aber häufig verkümmert oder fehlt ganz. Die folgenden Extremitäten (II—VII) werden von den Ganglien des definitiven Bauchmarkes innerviert, und zwar Extremität II und III vom vordersten Bauchganglion, das bei der Larve aus 2 getrennten Ganglien besteht. Das 2. Extremitätenpaar („Palpen“)

ist gewöhnlich kürzer als die folgenden und kann bei mehreren Gattungen fehlen. Das 3. Extremitätenpaar („Brutbeine") ist bei den Männchen aller Pantopoden entwickelt und fungiert bei diesen als Eierträger. Bei mehreren Gattungen (Pycnogonum und anderen) fehlt es im weiblichen Geschlecht. Die Extremitäten IV—VII fehlen nie, sind 9-gliedrig [1]), endigen mit Krallen und sind im Vergleich zum Körperstamm außerordentlich lang, was dem ganzen Körper einen spinnenartigen Habitus verleiht. Sämtliche Extremitäten bestehen aus einer Reihe von Gliedern.

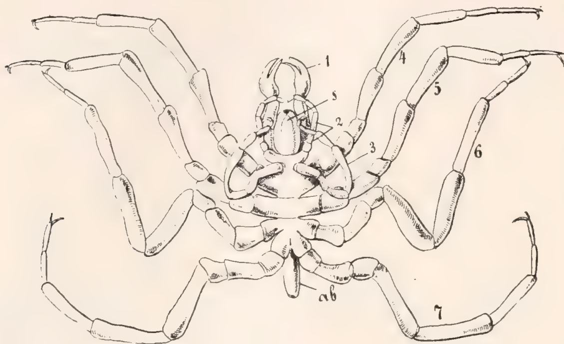


Fig. 1. **Nymphon hispidum,** Männchen, Bauchseite. *ab* Abdomen, *s* Schnabel, *1—7* Gliedmaßen (*1* Chelicer, *3* Eierträger). Nach einer Figur von Hoek 1881 (die Borsten sind weggelassen).

Das Nervensystem besteht aus oberem Schlundganglion, Schlundkonnektiven und Bauchmark. Letzteres weist 4 oder 5 Paar Ganglien auf. Die Ganglien eines Paares sind miteinander mehr oder weniger verschmolzen, diejenigen der aufeinander folgenden Paare durch meist deutlich doppelte Konnektive voneinander getrennt. Von den Ganglien des Bauchmarks entspringen die Nerven für Extremität II—VII derart, daß die 3 letzten Beinpaare (Extremität V—VII) in allen Fällen, die 2 vordersten (Extremität II und III) niemals von selbständigen Ganglien innerviert werden. Extremität IV kann sich in dieser Beziehung verschieden verhalten, je nach der verschiedenen Wertigkeit des vordersten Bauchmarkganglions. Dasselbe stellt stets ein Verschmelzungsprodukt von ontogenetisch getrennten Ganglienpaaren dar. Sind nur 2 Paare an seinem Aufbau beteiligt, so begeben sich die abgehenden Nerven zu Extremität II und III. Extremität IV wird in diesem Falle von dem selbständig gebliebenen 2. (in Wirklichkeit 3.) Ganglion innerviert. Beteiligt sich umgekehrt auch dieses

1) Häufig werden dieselben als 8-gliedrig bezeichnet. Die Endklaue ist dann nicht mitgezählt. Nach ontogenetischen Untersuchungen (Meisenheimer, 1902) kommt derselben jedoch morphologisch der Wert eines Extremitätengliedes zu.

Ganglion an der Bildung des nunmehr dreiwertigen definitiven 1. Bauchmarkganglions, so entspringen selbstverständlich von diesem letzteren die Nerven für Extremität II, III und IV. Das Bauchmark endigt hinten mit 1 oder 2 reduzierten Ganglien, von denen das letzte die Nerven an das Abdomen abgibt, während das vorletzte, das in gewissen Fällen fehlen kann, der Nerven entbehrt. Das Vorkommen rudimentärer Ganglien ließ schon DOHRN (1881) auf eine ursprünglich reichere Zahl der Rumpfsegmente und wohl auch der Gliedmaßen schließen.

Tatsächlich sind nun in den letzten Jahren (aus der südlichen Polarregion) Formen bekannt geworden, die 5 Beinpaare hinter dem Eierträger, also insgesamt 8 Extremitätenpaare besitzen (Fig. 2).

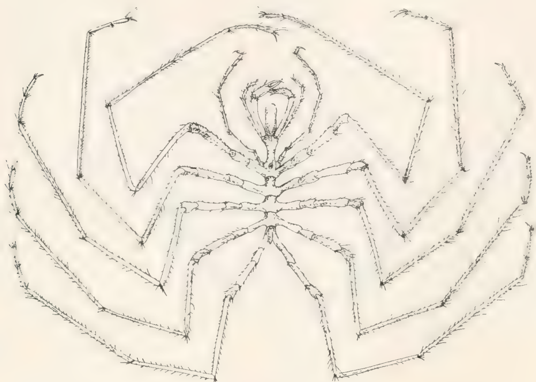


Fig. 2. **Pentanymphon antarcticum** ♀. Nach HODGSON 1904.

Wahrscheinlich dürfen diese „10-füßigen" Pantopoden als die primitiveren betrachtet werden. Bezüglich der 3 vordersten Gliedmaßenpaare zeigen sie dieselben Modifikationen, wie sie für die typischen „8-füßigen" Formen bekannt sind. Unter den 10-füßigen Pantopoden besitzt Decalopoda sowohl Palpen (II) als Eierträger (III) in normaler Ausbildung und in beiden Geschlechtern. Sie gleicht hierin den 8-füßigen Colossendeiden und ist wie Colossendeis dadurch ausgezeichnet, daß der Rumpf nicht segmentiert erscheint. Pentapycnon entbehrt sowohl der Cheliceren als der Pedipalpen. Desgleichen fehlen die Eierträger beim Weibchen. Ganz entsprechend verhält sich die 8-füßige Gattung Pycnogonum.

Vom oberen Schlundganglion entspringen die Nerven für die Augen, diejenigen für das 1. Gliedmaßenpaar und ein Teil der Schnabelnerven. Ein anderer Teil der Schnabelnerven wurzelt im vorderen Teile des ersten Bauchganglions. Im Schnabel findet sich ein kompliziertes Nervensystem mit Ganglien.

4 Augen, jedes mit kutikularer Linse und einer von Pigment umgebenen Retina, liegen auf einem Hügel auf der Rückseite des ersten Rumpfsegmentes.

Nach den neuesten Untersuchungen (Sokolow, 1911) soll es sich um einschichtige, nicht invertierte Augen handeln (Fig. 3). Die Zellen am Grunde einer grubenförmigen Einsenkung der Epidermis („Hypodermis") stellen die Retina dar. Daran schließen sich seitlich stark in die Länge gezogene Pigmentzellen an, die im Umkreis des Auges in gewöhnliche Epidermiszellen übergehen. Ein Glaskörper ist nicht ausgebildet. Die Linse weist auf ihrer Innenseite eine tiefe Einbuchtung auf. Nach dieser „Linsenrinne" sind die verschiedenen Elemente des Auges orientiert. Die Sehzellen zeigen an der Basis die lichtrezipierenden Elemente, in der Mitte den Kern und distal eine Vakuolenschicht. Die

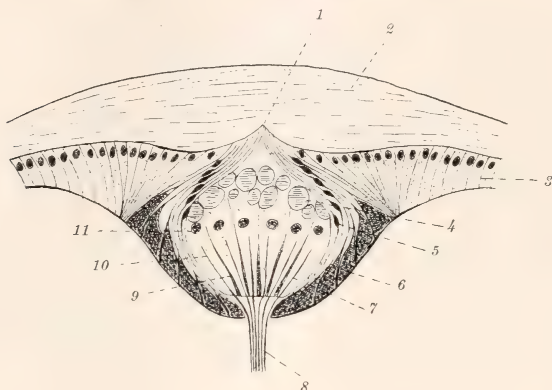


Fig. 3. **Schema des Pantopodenauges** (Horizontalschnitt). *1* Linsenrinne, *2* Linse, *3* Hypodermis, *4* Vakuolenschicht, *5* Pigmentzellenkerne, *6* Pigmentschicht, *7* und *10* Neurofibrillen, *8* Nerv, *9* Stäbchengebilde, (*10* siehe *7*), *11* Retinazellenkerne. Nach Sokolow 1911.

Pigmentzellen setzen mit ihren distalen Enden an der Linsenrinne an, verlaufen von hier aus im Bogen der Peripherie des Augenbechers entlang und bilden an ihrer Basis unter starker Anschwellung eine zusammenhängende Pigmentschicht. Oberhalb dieser letzteren sollen die hier fadenförmigen Pigmentzellen ein Netzwerk bilden, das als Tapetum aufzufassen wäre. Die Nervenfasern treten an der Basis des Auges ein, durchdringen die Pigmentschicht und verlaufen in der Achse der Sehzellen bis fast an die Vakuolenschicht. Die Nervenfasern sollen völlig unabhängig von den (jede einzelne Sehzelle allseitig umgebenden) Stäbchengebilden verlaufen (?). Sollten entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen bestätigen, daß ein einfaches Grubenauge, ohne Inversion der Retina, vorliegt, so dürfte die Lage der Kerne in den Sehzellen, distal von den Stäbchen, vielleicht mit einer „Reversion" der Sehzellen zu erklären sein, wie sie für die Augen des Skorpions und der Spinnen angenommen wird.

Der Darmkanal läßt die drei Abteilungen Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm unterscheiden. Der Vorderdarm, im Schnabel gelegen, zeigt ein kompliziertes inneres Gerüst und einen Reusenapparat. Der gestreckte Mitteldarm ist mit langen Blindsäcken versehen, welche in die Extremitäten I, IV, V, VI, VII hineinragen, bisweilen bis in deren Endglied.

Der After liegt am Ende des Hinterleibes.

Besondere Atmungsorgane fehlen.

Das Herz besitzt 2—3 Ostienpaare.

Die Geschlechter sind getrennt.

Die Geschlechtsdrüsen sind paarige Schläuche, die sich zu Seiten und oberhalb des Darmes durch den Rumpf erstrecken und hinter dem Herzen durch ein unpaares Stück verbunden sind. Sie geben Nebenschläuche in die Extremitäten IV—VII ab, an deren zweitem Gliede sie nach außen münden. Doch können in beiden Geschlechtern an einer Reihe von Extremitäten die Geschlechtsöffnungen fehlen. Stets vorhanden sind dieselben am letzten Beinpaar, in gewissen Fällen auf dieses beschränkt. In den übrigen Beinpaaren enden dann die Gonadendivertikel blind.

Im männlichen Geschlecht besitzen weitaus die meisten Genera 2 Paar Geschlechtsöffnungen (Extremität VI und VII). Pycnogonum und Rhynchothorax besitzen je nur 1 Paar (VII). Bei Nymphon und Phoxichilus sind 3 Paar vorhanden (V—VII). Bei Phoxichilidium, Colossendeis und Decalopoda kommen sämtlichen 4 bzw. 5 (Decalopoda)Gangbeinpaaren Geschlechtsöffnungen zu (Extremität IV—VII bzw. IV—VIII). Dies letztere Verhalten ist im weiblichen Geschlecht die Regel. Nur bei den Gattungen Rhynchothorax und Pycnogonum ist auch hier ausschließlich das letzte Beinpaar im Besitze von Geschlechtsöffnungen.

Bei Phoxichilidium sind die Ovarien beider Seiten zu einer unpaaren, breiten, dünnen Platte verschmolzen, von welcher die Divertikel abgehen.

Bei den Männchen finden sich im 4. Gliede der Extremitäten IV—VII Kittdrüsen (Coxaldrüsen?), deren Sekret die aus den weiblichen Geschlechtsöffnungen austretenden Eier zu dem Eierballen verkittet, welchen die Männchen an den zu Eierträgern umgestalteten Extremitäten des 3. Paares herumtragen.

Als Exkretionsorgane gedeutete Drüsen finden sich in Extremität II und III, wo sie am 4. oder 5. Gliede ausmünden.

Ontogenie. Die meisten Pycnogoniden durchlaufen eine mehr oder weniger komplizierte Metamorphose. Die jüngste, ungegliederte Larve, die Protonymphonlarve, trägt 3 Extremitätenpaare, welche den Extremitäten I, II und III des erwachsenen Tieres entsprechen. Mit der Naupliuslarve der Krebse zeigt diese Larve trotz der Dreizahl der Extremitätenpaare keine nähere Uebereinstimmung, und auch die Extremitäten selbst zeigen, da sie alle nur aus einer Reihe von Gliedern bestehen, nicht die Charaktere der Naupliusgliedmaßen. Extremität I endigt mit einer Schere. (Extremität II trägt bei der in Tubularien schmarotzenden Larve von Phoxichilidium vor der ersten Häutung lange Rankenfäden, die nahe der Basis mit einem Widerhaken ausgerüstet

sind.) Die Weiterentwickelung der Larve erfolgt durch Auftreten neuer Segmente am hinteren Körperende und Differenzierung derselben und ihrer Extremitäten in der Richtung von vorn nach hinten. Die Darmblindsäcke ragen anfänglich nicht in die Extremitäten hinein.

Offenbar ist in der außerordentlichen Reduktion des Rumpfes und in der starken Längenentwickelung der Gliedmaßen das bedingende Moment für den Eintritt von Darmblindsäcken und Seitenschläuchen der Geschlechtsdrüsen in das Innere der Gliedmaßen zu suchen.

Nach neueren Untersuchungen über die Entwickelung von Ammothea echinata Hodge zeigt die freilebende junge Larve (Fig. 4)

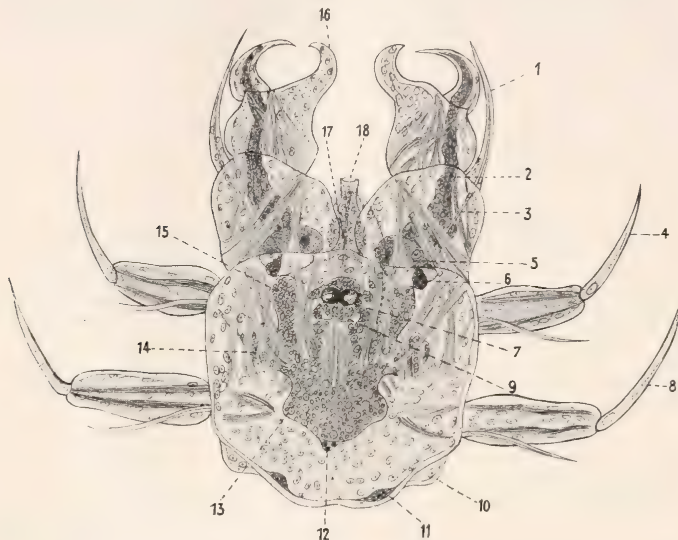


Fig. 4. **Dorsalansicht einer freilebenden jungen Larve von Ammothea echinata.** *1* Dorn von Extremität I, *2* Scherendrüse, *3* Ausführungsgang der Extremitätendrüse I, *4* Dorn von Extremität II, *5* Extremitätendrüse I, *6* Exkretzelle, *7* Auge, *8* Dorn von Extremität III, *9* Oberschlundganglion, *10* Extremität IV, *11* Zellenhäufchen am hinteren Körperende der Larve, *12* Enddarm, *13—15* Aussackungen des Mitteldarms, *16* Extremität I, *17* Oesophagus, *18* Schnabel. Nach Meisenheimer 1902.

dieser Form folgende Organisation: An dem abgeplatteten, quadratisch geformten Körper sind ventral der Schnabel und 3 Extremitätenpaare sichtbar. Unmittelbar hinter dem 3. Gliedmaßenpaar erhebt sich in Form kleiner Höcker die Anlage eines 4. Paares. Der eine unpaare Vorwölbung des Körpers darstellende Schnabel trägt am Grunde einer trichterförmigen Einsenkung seiner Spitze die Mundöffnung. Die Extremitäten bestehen aus je 3 Gliedern, von denen an der 1. Extremität das Mittelglied zum festen, das Endglied zum beweglichen Scherenarm wird. Jedes Basalglied trägt am distalen Rande einen vom Ausführungs-

gang einer mächtig entwickelten Extremitätendrüse durchbohrten Dorn. Extremität I besitzt außerdem noch eine das Bein bis in den beweglichen Scherenast durchziehende Scherendrüse. Beiderlei Drüsen sind ektodermaler Natur. (Die Extremitätendrüsen der 1. Extremität fungieren bei manchen Arten als eine Art Spinndrüse, deren im Wasser erstarrendes Sekret dazu dient, die Larven am Körper des Elterntieres zu befestigen.) Jede Drüse besteht aus 2 birnförmigen großen Zellen. —

Bei Chaetonymphon, aus dessen dotterreichen Eiern sich wenig bewegliche Larven bilden, bleiben letztere bis zur Ausbildung sämtlicher Extremitätenpaare mittels Spinnfäden am Körper der Erwachsenen festgeheftet und machen in diesem Zustande sämtliche Häutungen durch. (Die einzelnen Exuvien von Extremität I sammeln sich dabei in zunehmender Größe der Reihe nach auf dem Spinnfaden an.)

Sowohl Dorsal- als Ventralseite der Pantopodenlarve sind durch einen Reichtum an Hautdrüsen ausgezeichnet, deren Lage und Zahl bei den einzelnen Arten variieren kann.

Das Nervensystem der Larve von Ammothea (Meisenheimer, 1902) weist folgende Bestandteile auf: 1) ein Oberschlundganglion, von dem Nerven zu den Augen und dem Schnabel abgehen, 2) die Schlundkonnektive, deren größter Teil von dem die vorderste Extremität innervierenden ersten Bauchganglienpaar eingenommen wird, und 3) das zu einer einheitlichen Ganglienmasse verschmolzene 2. und 3. Bauchganglienpaar. Von dieser Ganglienmasse gehen die Nerven für Extremität II und III, sowie ein paar Schnabelnerven ab. Letztere müssen offenbar als akzessorische Gebilde betrachtet werden. Wenigstens ergab die Entwickelungsgeschichte keinerlei Anhaltspunkte zugunsten der von manchen Forschern ausgesprochenen Vermutung, wonach der „Schnabel“ als Verschmelzungsprodukt von Oberlippe + 1. postoralem Extremitätenpaar zu betrachten wäre. Auch eine Entstehung des Schnabels aus paarigen Anlagen ließ sich ontogenetisch nicht nachweisen. Derselbe verdankt vielmehr seine Entstehung einer unpaaren Vorwölbung des Körpers über dem Stomodaeum. Ein 4. Bauchganglion, durch Konnektive (Längskommissuren) mit den vorhergehenden verbunden, ist in der Anlage vorhanden. Von demselben geht ein kleiner Nervenfortsatz zur 4. Extremität. Das unmittelbar über dem Gehirn in der Mediane gelegene Auge stellt sich auf diesem Stadium als ein X-förmiger Pigmentfleck dar. Der Mitteldarm zeigt bereits jederseits 3 hohle, gegen die 3 Gliedmaßenpaare gerichtete Aussackungen. Als Exkretionsorgan sind vielleicht große, vakuolenreiche Zellen zu betrachten, die an verschiedenen Stellen frei in der Leibeshöhle und konstant in den vorderen Körperecken, hinter der Ansatzstelle der 1. Extremität sich vorfinden. Von den Genitalorganen ist noch keine Spur nachweisbar.

Die Pantopoden scheinen innerhalb der Arthropoden eine ganz isolierte Stellung einzunehmen. Bei dem Mangel einer typischen Nauplius- oder Zoëalarve fehlt die Berechtigung, sie in die Nähe der Krebse zu stellen, und auch zu anderen Arthropodenklassen lassen sich keine sicheren Beziehungen nachweisen. Manche Forscher halten die Pantopoden für Verwandte der Spinnen. Doch liefert die innere Organisation und die Entwickelung wenig Anhaltspunkte hierfür. Den Mitteldarmblindsäcken ist wohl kaum eine große morphologische Bedeutung zuzusprechen.

Die Pantopoden leben ausschließlich im Meere, die Larven mancher Arten parasitisch in Hydroidpolypen.

1. Colossendeomorpha. a) 10-füßig: Fam. Decalopodidae. Cheliceren (I) wohlentwickelt. Palpen und Eierträger (II und III) vorhanden. 5 Gangbeinpaare. Decalopoda. b) 8-füßig: Fam. Colossendeidae. Palpen und Eierträger vorhanden. Cheliceren meist rudimentär oder fehlend. Colossendeis. C. gigas ist eine Riesenform in großen Meerestiefen. Die längste Extremität wird bis 30 cm lang, während der ganze Stamm nur 8 cm Länge erreicht.

2. Nymphonomorpha. Fam. Nymphonidae. Cheliceren und Palpen wohlentwickelt. Pentanymphon mit 5 Beinpaaren. Nymphon. — Fam. Pallenidae. Cheliceren wohlentwickelt, Palpen rudimentär oder fehlend. Pallene. Phoxichilidium. — Fam. Ammotheidae. Cheliceren reduziert, beim Erwachsenen ohne Schere. Ammothea. — Fam. Rhynchothoracidae. Cheliceren fehlen. Rhynchothorax. — Fam. Phoxichilidae. Cheliceren und Palpen (I und II) fehlend. Eierträger nur beim Männchen vorhanden, 7-gliedrig. Phoxichilus.

3. Pycnogonomorpha. Fam. Pycnogonidae. Cheliceren und Palpen fehlen. Eierträger beim Männchen vorhanden, 9-gliedrig. Pentapygnon mit 5 Gangbeinpaaren. Pycnogonum.

Uebersicht der wichtigsten Literatur.

Anatomie.

1852. **Zenker, W.,** *Untersuchungen über Pycnogoniden. Müllers Archiv Anat., Physiol., Jahrg. 1852.*

1874. **Semper, C.,** *Ueber Pycnogoniden und ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen. Arb. Inst. Würzburg, Bd. 1.*

1879. **Dohrn, A.,** *Neue Untersuchungen über Pycnogoniden. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. 1.*

1880—1881. **Wilson, E.,** *Reports on the results of dredging, under the supervision of Alexander Agassiz. Report on the Pycnogonida. Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge, Vol. 8.*

1881. **Dohrn, A.,** *Die Pantopoden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora Golf. Neap., Bd. 3.*

1881. **Hoek, P.,** *Report on the Pycnogonida, dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876. Challenger Report, Zoology, Vol. 3. (Uebersetzung des allgemeinen Teiles in Arch. Zool. expér., (1) T. 9.)*

1883. **Lendenfeld, R.,** *Die Larvenentwickelung von Phoxichilidium plumularia. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 38.*

1888. **Adlerz, G.,** *Bidrag till Pantopodernas morfologi och utvecklingshistoria. Bihang Svensk. Vet.-Akad. Handl., Bd. 13.*

1892. **Jourdain, S.,** *Affinités zoologiques des Pantopodes. C. R. Soc. Biol. Paris, (9) Vol. 4.*

1892. **Kowalewsky, A.,** *Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane der Pantopoden. Mém. Acad. Sc. Pétersbourg, (7) T. 38.*

1898. **Hoek, P.,** *On four Pycnogonids, dredged during the cruise of the Challenger. Tijdschr. nederl. Dierk. Vereen., (2) D. 5.*

1901. **Cole, L.,** *Notes on the habits of Pycnogonids. Biol. Bull., Vol. 2.*

1901. *— On Discoarachne brevipes Hoek, a Pycnogonid from South Africa. Zool. Jahrb., Abt. System., Bd. 15.*

1904. *— Pycnogonida collected at Bermuda in the summer 1903. Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 31.*

1904. **Hodgson, T.,** *On a new Pycnogonid from the south polar regions. Ann. Mag. nat. Hist., (7) Vol. 14.*

1904. **Loman, J.,** *Pipetta weberi n. g. n. sp. with notes about the proboscis of the Pycnogonids. Tijdschr. nederl. Dierk. Vereen., (2) D. 8.*

1904. *— Beitrag zur Kenntnis der Fauna von Süd-Afrika. Ergebnisse einer Reise von Prof. Max Weber im Jahre 1894. 5. Pycnogoniden aus der Kapkolonie u. Natal. Zool. Jahrb., Abt. System., Bd. 20.*

1905. **Bouvier, E.**, *Observations préliminaires sur les Pycnogonides recueillis dans la région antarctique par la mission du „Français". Bull. Mus. Hist. nat. Paris, T. 11.*
1905. **Cole, L.**, *Ten-legged Pycnogonids, with remarks on the classification of the Pycnogonida. Ann. Mag. nat. Hist., (7) Vol. 15.*
1905. **Hallez, P.**, *Observations sur le parasitisme des larves de Phoxichilidium chez Bougainvillia. Arch. Zool. expér., (4) T. 3.*
1905. **Hodgson, T.**, *On Decalopoda australis Eights — an old Pycnogonid rediscovered. Proc. R. physic. Soc. Edinbourgh, Vol. 16.*
1905. **Loman, J.**, *Decolopoda Eights oder Colossendeis Jarz. Zool. Anz., Bd. 28.*
1906. **Bouvier, E.**, *Nouvelles observations sur les Pycnogonides. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 142.*
1906. **Cole, L.**, *Feeding habits of the Pycnogonid Anoplodactylus lentus. Zool. Anz., Bd. 29.*
1906. **Hodgson, T.**, *Decalopoda and Colossendeis. Zool. Anz., Bd. 29.*
1906. **Merthon, H.**, *Eine auf Tethys legrina parasitisch lebende Pantopodenlarve. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. 18.*
1906. **Schimkewitsch, W.**, *Ueber die Periodizität im System der Pantopoden. Zool. Anz., Bd. 30.*
1907. — *Uebersicht der von P. Schmidt und W. Braschnikow in den ostasiatischen Ufergewässern gesammelten Pantopoden. Annuaire Mus. zool. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg, T. 11.*
1907. — *Zur Pantopodenfauna des sibirischen Eismeeres. Mém. Acad. St. Pétersbourg, (8) T. 18.*
1908. **Hodgson, T.**, *The Pycnogonida of the Scottish national antarctic expedition. Trans. R. Soc. Edinburgh, Vol. 46.*
1908. **Loman, J.**, *Biologische Beobachtungen an einem Pantopoden. Tijdschr. nederl. Dierk. Vereen., (2) D. 10.*
1908. **Norman. A.**, *The Podosomata (= Pycnogonida) of the temperate atlantic and arctic oceans. Journ. Linn. Soc. Zool., Vol. 30. (Ausführliches Literaturverzeichnis.)*
1908. **Schimkewitsch, W.**, *Ueber die Pantopoden von St. Vaast-la-Hougue und Roscoff. Annuaire Mus. Zool. Acad. St. Pétersbourg, T. 13.*
1909. **Thompson, A.**, *Pycnogonida. The Cambridge Natural History, Vol. 4.*
1910. **Bouvier, E.**, *Les Pycnogonides à cinq paires de pattes recueillis par la mission antarctique Jean Charcot à bord du Pourquoi-Pas? C. R. Acad. Sc. Paris, T. 151.*
1910. **Cole, L.**, *Ueber eigenartige lokale Bedingungen in der Lebensweise eines zum erstenmal in Nordamerika gefundenen Pycnogoniden (Endeis spinosus). Mit Bemerkungen über das Herz und die Zirkulation bei demselben. Biol. Bull., Vol. 18.*
1911. **Dogiel, V.**, *Ein interessanter Fall von atavistischer Mißbildung bei einer Pantopodenlarve. Zool. Anz., Bd. 38.*
1911. **Sokolow, J.**, *Ueber den Bau der Pantopodenaugen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 98.*

Ontogenie.

1890. **Morgan, T.**, *A preliminary note on the embryology of the Pycnogonids. J. Hopkins Univ. Circ., Vol. 9.*
1891. — *A contribution to the embryology and phylogeny of the Pycnogonids. Stud. Biol. Labor. Hopkins Univ. Baltimore, Vol. 5.*
1902. **Meisenheimer, J.**, *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Pantopoden. I. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 72.*
1902. — *Ueber die Entwickelung der Pantopoden und ihre systematische Stellung. Verh. Zool. Ges. Gießen, 1902.*
1911. **Dogiel, V.**, *Entwickelung der Pantopoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 99.*

II. Anhang zum Stamme der Arthropoden.

Die Tardigraden oder Bärtierchen.

Von

Dr. **Marie Daiber**, Zürich.

Mit 7 Figuren im Text.

Der Körper dieser kleinen, die Länge von 1 mm nicht übersteigenden Tierchen ist zylindrisch oder länglich-oval, äußerlich ungegliedert und trägt 4 Paar kurze, mit Krallen versehene, vom Körper nicht gegliedert abgesetzte, stummelförmige Anhänge. (Bei Macrobiotus hufelandi ist das Chitin an der Ansatz-

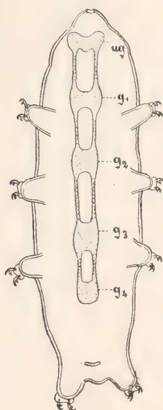


Fig. 1.

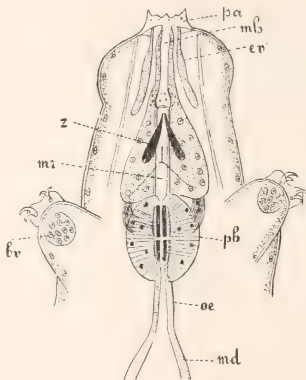


Fig. 2.

Fig. 1. **Macrobiotus hufelandi.** Umrisse des Körpers und Bauchmarks. Das obere Schlundganglion ist nicht dargestellt. *ug* unteres Schlundganglion, g_1, g_2, g_3, g_4 die 4 darauffolgenden Ganglien. Nach PLATE 1888.

Fig. 2. **Kopf von Doyeria simplex,** von der Bauchseite. Das Nervensystem nicht gezeichnet. *bv* Hypodermisverdickung (Beindrüse?, Coxaldrüse?) in den Füßen, *ev* Hypodermisverdickungen (Drüsen?) in der Nähe des Mundes, *md* Mittel- oder Magendarm, *mh* Mundhöhle, *mr* Mundröhre, *oe* Oesophagus, *pa* Mundpapille, *ph* Pharynx, *z* Zähne. Nach PLATE 1888.

stelle der Gliedmaßen am Körper stark verdünnt, so daß eine Art Gelenk entsteht.) Das letzte Paar dieser Anhänge liegt am hinteren Körperende. An den äußersten Enden der Extremitäten finden sich kugelige Anhäufungen von Drüsenzellen, deren Ausführungsgänge mittels eines zwischen den Krallen gelegenen Porus nach außen münden (Fig. 3) (Coxaldrüsen?). Das vorderste Leibesende ist entweder rüsselartig verschmälert oder kopfartig abgesetzt. Den Körper überzieht eine chitinige Cuticula, welche von Zeit zu Zeit abgeworfen wird. Der Mund liegt am Vorderende, der After am Hinterende des Körpers. An dem die Leibeshöhle durchziehenden, gestreckten Darmkanal lassen sich die bekannten drei Regionen: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm (Rectum) unterscheiden. Die von Papillen, in einzelnen Fällen auch von Borsten umstellte Mund-



Fig. 3.

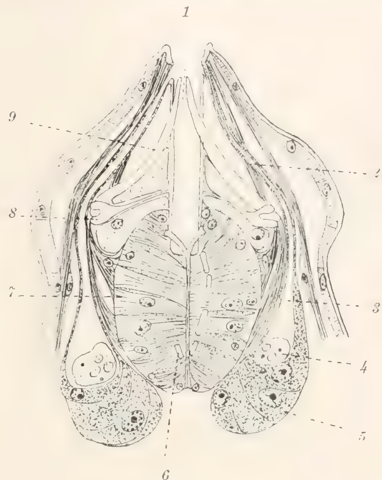


Fig. 4.

Fig. 3. **Die erste Extremität von Macrobiotus hufelandi.** *1* Nerv, *2* Muskel, *3* Extremitätendrüse. Nach BASSE 1906.

Fig. 4. **Mundröhre, Schlundkopf und Speicheldrüsen von Macrobiotus hufelandi.** Frontalschnitt (kombiniert). *1* Mundröhre, *2* Ausführungsgang der Speicheldrüse, *3* Lumen derselben, *4* Sekretballen, *5* Speicheldrüse, *6* Chitinstäbchen, *7* Schlundkopf, *8* Zahnträger, *9* Zahn. Nach BASSE 1906.

öffnung führt in eine Mundhöhle (Fig. 2), in welche die spitzen, bisweilen verkalkten Enden von 2 Zähnen hineinragen. In die Mundhöhle münden 2 birn- oder schlauchförmige Drüsen (Speicheldrüsen? Giftdrüsen?). (Fig. 4.) Auf die Mundhöhle folgt eine meist enge Mundröhre, die an ihrem hinteren Ende zu einem muskulösen, kugeligen oder eiförmigen Schlundkopf (Pharynx) anschwillt. Zwischen Mitteldarm (Magen) und Schlundkopf ist ein Oesophagus eingeschaltet. In das Rectum münden 2 seitliche Blindschläuche, die meist als MALPIGHIsche Gefäße bezeichnet werden. Dieselben sind jedoch entodermalen Ursprungs und können daher nicht den typischen (ektodermalen) MALPIGHIschen Gefäßen der tracheaten Arthropoden entsprechen. Eher wären sie den ebenfalls unter dem Namen der

Malpighischen Gefäße bekannten Mitteldarmdrüsen der Arachnoiden zu vergleichen. Dorsal mündet in den Enddarm eine unpaare Rectaldrüse (Fig. 5 *1*; Fig. 6 *ad*). Dieselbe wurde früher irrtümlicherweise als akzessorische Drüse des Genitalapparates betrachtet. Bei Macrobiotus macronyx, einer Süßwasserform, münden in den Enddarm 3 Drüsen (2 seitlich, 1 dorsal), die sowohl morphologisch als auch physiologisch völlig übereinzustimmen scheinen. Jede Drüse besteht aus 3 im Dreieck nebeneinander liegenden kugeligen Zellen, die, nach unten kegelförmig auslaufend, ein enges Lumen umschließen, das mit feiner Mündung in den Enddarm führt. In den Zellen sowohl als auch im Ausführungskanal konnten Exkrete nachgewiesen werden. Die seitlichen dieser Drüsen entsprechen vielleicht den schlauchförmigen sogenannten „Malpighischen Gefäßen“ der Landformen.

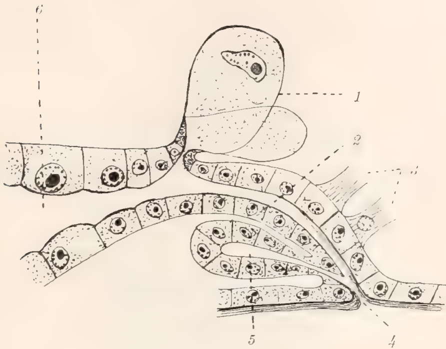


Fig. 5.

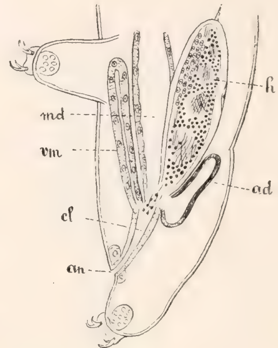


Fig. 6.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch **Enddarm (mit dorsaler Drüse) und Ovidukt von Macrobiotus macronyx.** *1* dorsale Drüse, *2* Enddarm, *3* Muskel, *4* After, *5* Ovidukt, *6* Magendarm. Nach Henneke 1912.

Fig. 6. **Hinterer Körperteil von Macrobiotus hufelandi** ♂, von der Seite. *ad* dorsale Drüse (irrtümlicherweise für eine akzessorische Drüse des Geschlechtsapparates gehalten), *cl* Kloake, *an* After, *h* Hode, *md* Mitteldarm, *vm* Exkretionsschlauch (Malpighisches Gefäß). Nach Plate 1888.

Die Geschlechter sind getrennt, die Keimdrüsen unpaar, sackförmig. Sie münden in beiden Geschlechtern in den Enddarm, der dadurch zu einer Kloake wird. Die über dem Darm liegende Keimdrüse läuft an ihrem proximalen Ende in 2 Zipfel aus, welche in die Aufhängebänder der Gonade übergehen. In die beiden Zipfel erstreckt sich die Keimzone der Geschlechtszellen. Sie dürfen vielleicht als letzte Andeutung einer ursprünglichen Paarigkeit der Keimdrüse betrachtet werden. Beim Männchen geht die Gonade an ihrem distalen Ende in 2 Ausführungsgänge über, die zu beiden Seiten der Dorsaldrüse nach unten und hinten verlaufen, um kurz vor dem After, ventral, in den Enddarm zu münden. Im weiblichen Geschlecht ist nur ein einziger Ausführungsgang entwickelt. Das Ovarium erscheint an seinem distalen Ende ebenfalls in 2 Zipfel ausgezogen, von denen der eine blind endigt, während der andere — es scheint

bald der rechte, bald der linke zu sein — in den Ovidukt übergeht (Fig. 7). Die Eliminierung des einen Ausführungsganges dürfte mit dem Vorkommen sehr großer Eier zusammenhängen.

Besondere Zirkulations- und Respirationsorgane fehlen. Das Nervensystem besteht aus einem Gehirn, einem mit dem Gehirn durch 2 Schlundkonnektive in Verbindung stehenden Unterschlundganglion und 4 weiteren Ganglien, die durch weit auseinander liegende Konnektive verbunden sind. Zwischen je 2 Bauchganglien sind die Konnektive durch je eine feine Querkommissur verbunden. Es finden sich am Kopf 2 Augenflecke, die auf 2 mit dem Gehirn durch Nerven in Verbindung stehenden kleinen Ganglien liegen. Die Muskulatur ist reich entwickelt. Unter der Haut verlaufen dorsal, ventral und seitlich verschiedene Längsmuskeln. Eine besondere Muskulatur dient zur Bewegung der Beine. Alle Muskeln sind glatt.



Fig. 7. **Weiblicher Geschlechtsapparat von Macrobiotus hufelandi** (von oben). *1* Ovarium, *2* Ovidukt, *3* Rectum, *4* Rectaldrüse. Nach BASSE 1906.

Ontogenie. Ueber die Entwickelungsgeschichte der Tardigraden ist wenig bekannt. Die Eier werden im Anschluß an eine Häutung in die unvollständig abgestreifte Exuvie abgelegt. Daselbst werden sie befruchtet und machen ihre erste Entwickelung durch, während die abgestreifte Körperhaut vom Muttertier herumgeschleppt wird.

Die Mitteldarmdrüsen („MALPIGHIschen Gefäße") entstehen als entodermale Ausstülpungen, an der Grenze zwischen Mitteldarm und Enddarm. (Die Furchung der Eier scheint nach dem Typus der totalen, äqualen Furchung vor sich zu gehen. Das Mesoderm soll paarigen Urdarmdivertikeln seine Entstehung verdanken. Ueber die Entstehung der Extremitätendrüsen [Coxaldrüsen?] ist nichts bekannt.)

Die systematische Stellung der Tardigraden ist unsicher. Die vereinigten drei Umstände, daß sie den MALPIGHIschen Gefäßen der Arachnoiden vergleichbare Anhangsorgane des Darmkanals, schlauchförmige Munddrüsen und mit Krallen versehene Stummelfüße besitzen, machen es nicht unwahrscheinlich, daß sie zu den Arthropoden gehören. Das Fehlen von Mundgliedmaßen, der Bau des Nervensystems und die Art der Ausmündung der Geschlechtsorgane stehen dem sonst naheliegenden Vergleich der Tardigraden mit Milben im Wege. Daß sie irgendwie ursprüngliche Verhältnisse darbieten, darf man auf keinen Fall annehmen. Der Mangel eines Blutgefäßsystems, die unpaaren Keimdrüsen, der reduzierte und verkürzte Zustand des ganzen Körpers, das Fehlen (?) von Cölomodukten lassen vielmehr die Tardigraden als einen ganz einseitig entwickelten Seitenzweig der Arthropoden erscheinen.

Die meisten Bärtierchen leben zwischen Moos und Flechten, einzelne Arten im süßen oder im salzigen Wasser. Sie vermögen lange Zeit eingetrocknet in einem scheintoten Zustande zu verharren und bei Befeuchtung wieder aufzuleben. Eine Art Encystierung wurde bei Macrobiotus beobachtet. Echiniscus, Macrobiotus, Milnesium, Doyeria.

Uebersicht der wichtigsten Literatur.

1840. **Doyère, M.**, *Mémoires sur les Tardigrades. Ann. Sc. nat., (2) T. 14.*
1851. **Kaufmann, J.**, *Ueber die Entwickelung und systematische Stellung der Tardigraden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 3.*
1865. **Greeff, R.**, *Ueber das Nervensystem der Bärtierchen. Arch. mikr. Anat., Bd. 1.*
1865. **Schultze, M.**, *Echiniscus sigismundi. Arch. mikr. Anat., Bd. 1.*
1866. **Greeff, R.**, *Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte der Bärtierchen. Arch. mikr. Anat., Bd. 2.*
1888. **Plate, L.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Tardigraden. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 3.*
1888. **Rywosch, D.**, *Einige Beobachtungen an Tardigraden. Sitz.-Ber. Dorpat. nat. Ges., 1888.*
1891. **v. Kennel, A.**, *Die Verwandtschaftsbeziehungen und die Abstammung der Tardigraden. Sitz.-Ber. nat. Ges. Dorpat. 1891.*
1896. **Lance, D.**, *Contribution à l'étude anatomique et biologique des Tardigrades. Thèse, Paris.*
1897. **Rywosch, D.**, *Ueber das Pigment und die Entstehung desselben bei einigen Tardigraden. Biol. Centralbl., Bd. 17.*
1905. **Basse, A.**, *Beiträge zur Kenntnis des Baues der Tardigraden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 80.*
1906. **Richters, F.**, *Wiederbelebungsversuche mit Tardigraden. Zool. Anz., Bd. 30.*
1907. **Murray, J.**, *The encystment of Macrobiotus. The Zoologist, (4) Vol. 11.*
1908. **Sellnick, M.**, *Die Tardigraden und Oribatiden der ostpreußischen Moosrasen. Schrift. Physik.-ökon. Ges. Königsberg, Bd. 49.*
1909. **Richters, F.**, *Marine Tardigraden. Verh. Deutsch. Zool. Ges., 19. Vers., Frankfurt a. M.*
1909. **Shipley, A.**, *Tardigrada. The Cambridge nat. Hist., Vol. 4.*
1911. **Hennecke, J.**, *Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie der Tardigraden (Macrobiotus macronyx Duj.). Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 97.*
1911. **Thulin, G.**, *Beiträge zur Kenntnis der Tardigradenfauna Schwedens. Arkiv Zool., Bd. 7.*
1912. **Reukauf, E.**, *Ueber das Simplexstadium und die Mundwerkzeuge der Macrobioten. Zool. Anz., Bd. 39.*

Ontogenie.

1895. **v. Erlanger, R.**, *Beiträge zur Morphologie der Tardigraden. I. Zur Embryologie eines Tardigraden: Macrobiotus macronyx Dujardin. Morphol. Jahrb., Bd. 27.*

Die Gliedmaßen der Arthropoden.

Von

Carl Börner, Metz.

Mit 57 Figuren im Text.

Die Gliedmaßen der Arthropoden und die Parapodien der Anneliden sind einander homologe Gebilde. Sie zeigen in Bau und Entwicklung den gleichen Grundplan und zeichnen sich gleicherweise durch primäre Paarigkeit, segmentale Anordnung und Innervierung, sowie durch eine laterale oder lateroventrale Lage zwischen Tergum und Sternum aus. Ihr Besitz ist ein Grundmerkmal aller Annulaten; trotz zahlloser Anpassungsmodifikationen und Rückbildungen der Extremitäten einzelner Körpersegmente ist ihr völliger Schwund nur bei gewissen parasitisch lebenden Krebsen (Rhizocephalen), und auch hier erst im geschlechtsreifen Stadium, eingetreten.

Der vergleichend-morphologische Wert der Extremitäten ist in der Arthropodenkunde, besonders bei der Identifizierung der Segmente, seit langem erprobt. Dagegen ist es erst in neuerer Zeit gelungen, die einzelnen Abschnitte der Gliedmaßen sämtlicher Arthropoden des näheren zu vergleichen und damit zugleich neue Aufschlüsse über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arthropodenklassen zu gewinnen (Börner 1902—1913).

Zur Extremität ist nicht nur der frei vorstehende Teil derselben zu rechnen, sondern auch der sie tragende Rumpfabschnitt. Demgemäß unterscheiden wir an jedem ursprünglich gebauten, beintragenden Rumpfsegment ein Tergum, ein Sternum und zwischen beiden jederseits den Beinkomplex, in dem die „Pleuren" der älteren Morphologen einbegriffen sind. Für vergleichende Untersuchungen denken wir uns die Extremitäten quer zur Körperlongitudinalen und die Ebene, in der die Bewegung im Kniegelenk erfolgt und häufig auch die Beinglieder abgeflacht sind (also die Sagittalebene des Beines), vertikal gestellt. Wir legen auf diese Weise die primäre Vorder- und Hinter-, Ober- und Unterseite der Gliedmaßen fest.

I. Die lokomotorischen Extremitäten.

Das Gliederbein der eigentlichen Arthropoden ist phyletisch aus einem ungegliederten Körperanhang abzuleiten, an dem zunächst

einige wenige Hauptgelenke differenziert sein dürften. Als Vorläufer der Gliederbeine, die wir als „Arthropodien" den ungegliederten Urbeinen oder „Archipodien" gegenüberstellen, können die Parapodien der Anneliden und Tardigraden und die Ringelbeine der Peripatiden gelten, welche jene Gelenke nicht besitzen, in anderer Hinsicht jedoch nicht weniger spezialisiert erscheinen.

A. Archipodien.

Die **Parapodien der Anneliden** (Fig. 1, 2) bestehen aus einem vertikal gestellten, mit beweglichen Borsten versehenen Doppelhöcker, der nur wenig in cephaler und kaudaler Richtung vor- und rückbewegt werden kann. Vom Rumpf sind sie nur unvollkommen abgegrenzt, bei den Oligochäten sogar wieder ganz abgeflacht worden, so daß sie äußerlich nicht mehr in Erscheinung treten. Eine Gliederung in mehrere aufeinander folgende und beweglich miteinander ver-

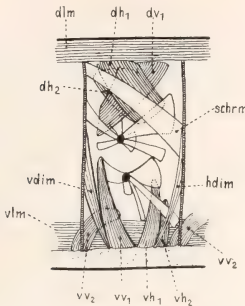


Fig. 1 a.

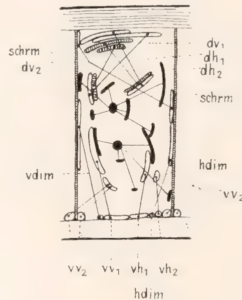


Fig. 1 b.

Fig. 1. **Die Basalmuskulatur eines Parapods von Nereis**, von innen gesehen, und zwar a Situsbild, b Schema der Muskelverteilung. In a sind die Borstenmuskeln nicht schraffiert, in b ihre Ansatzstellen schwarz gezeichnet, in beiden Fällen übrigens nicht näher bezeichnet. *dh* hintere, *dv* vordere dorsale Basalmuskeln, *hdim* hinterer, dem Dissepiment angehefteter Muskel, *vh* hintere, *vv* vordere ventrale Basalmuskeln; sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 2. In b sind die Ansatzstellen der inneren dorsalen Basalmuskeln (dh_2 u. dv_2) schraffiert.

bundene Segmente vermissen wir an ihnen. Der ventrale und dorsale Abschnitt jedes Parapodiums gleichen einander im Besitz der Borstenbündel und mehrerer Muskelgruppen, zeigen im übrigen aber in der Regel deutliche Unterschiede, die sich auch äußerlich meist durch die Verschiedenartigkeit der Anhänge zu erkennen geben.

Von der parapodialen Muskulatur interessieren uns hier nur die an die Basis der Extremität herantretenden Muskeln (Fig. 1). Die ventralen Muskelbündel gehen von dem bindegewebigen medianen Längsstrang aus, der die beiden Hauptlängsmuskeln voneinander trennt; wir unterscheiden ihrer je zwei vordere und hintere Muskeln (*vv* u. *vh*), deren vorderster (vv_2) mit einem Teil seiner Fasern ins

vorhergehende Körpersegment hineinreicht. Die vier dorsalen Muskelbündel liegen kreuzweise übereinander und werden von einem schrägen Muskel (*schrm*) unterlagert, der von der vorderen zur hinteren Segmentgrenze zieht, übrigens in ähnlichster Gestaltung bei den niederen Krebsen (Branchipus) wiederkehrt.

Die **Laufbeine der Peripatiden** sind im Gegensatz zu den Parapodien der Anneliden einästig. Sie bestehen aus einer Anzahl schmaler gelenkfreier Ringe, die dem Beine eine allseitige Beweglichkeit erlauben. Am Ende sind sie mit zwei Krallen versehen, die wie die Borsten der Annelidenparapodien durch eigene Muskeln bewegt, aber nicht ins Beininnere eingezogen werden können (Fig. 3).

Mehrere der endwärtigen Ringe der Beine sind auf der ventralen Seite mit Kriechwülsten versehen, während der dem krallentragenden Endgliede voraufgehende und mit vielen Flexorfasern ausgestattete kleine Ring durch erhöhte Beweglichkeit ausgezeichnet ist. An der Basis der Extremität wirken wie bei den Polychäten laterotergale und sternale Muskelbündel, doch werden die letzteren im Gegensatz zu den Würmern von den ventralen Längsmuskeln überlagert.

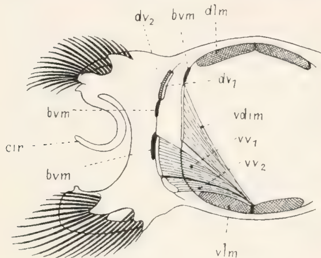


Fig. 2.

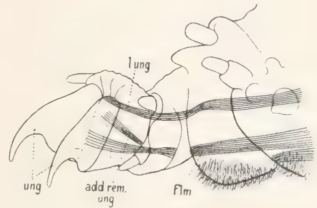


Fig. 3.

Fig. 2. **Linksseitiges Parapodium von Nereis.** Der Rumpf ist an der Segmentgrenze zwecks Demonstration der an die Basis des Parapods herantretenden Muskeln durchschnitten worden. *bvm* Ansatzstellen von Borstenmuskeln, *cir* dorsaler Cirrus, *dlm* dorsale Längsmuskelbänder, *dv* untere Ansatzstellen der dorsalen vorderen Basalmuskeln, *vdlm* vorderer, dem Dissepiment angehefteter Muskel, *vlm* ventrale Längsmuskelbänder, $vv_{1\ \mathrm{u.}\ 2}$ die beiden ventralen vorderen Basalmuskeln.

Fig. 3. **Beinende eines Peripatus.** *add.ung* Klauenadduktormuskel, *flm* Flexormuskelband des vorletzten Beingliedes, *l.ung* Levatormuskel des Klauenpaares, *rem.ung* Remotor- bzw. Abduktormuskel der Klaue, *ung* Klaue.

Einästige Archipodien sind auch die Extremitäten der **Tardigraden**. Dieselben zeigen eine unvollkommene Gliederung in zwei oder drei Ringe, ohne Differenzierung kondylischer Gelenke. Die Krallen der Tardigradenbeine sind Kutikularbildungen wie die Borsten der Anneliden und folglich den Arthropodenkrallen nicht vergleichbar.

B. Arthropodien.

Die Gliedmaßen der eigentlichen Arthropoden bestehen in der Regel aus mehreren, durch charakteristische G e l e n k e miteinander verbundenen Gliedern.

Form und Folge der Beingelenke haben bei der Homologisierung von Beingliedern die wichtigsten Anhaltspunkte geliefert und sich im allgemeinen mehr konstant gezeigt als die Beinmuskulatur, obwohl beide Faktoren einander nicht selten gegenseitig ergänzen und folglich gleichmäßige Berücksichtigung erheischen.

Je nach der Richtung, in der die Beinglieder gegeneinander in den Gelenken bewegt werden, unterscheiden wir Vertikal-, Horizontal- und Rotationsgelenke. Die letzteren zeigen entweder gar keinen oder nur einen einzigen Angelpunkt, sind aber in der Regel von Gelenken mit 2 Angelpunkten, den dikondylischen Scharniergelenken, abzuleiten. Diese Gelenkform, bei der die Angelpunkte einander auf Vorder- und Hinter- oder Ober- und Unterseite des Beines gegenüberliegen, hat als ursprünglichste zu gelten und dürfte entstanden sein, als die anfangs rings am Gliedgrunde gleichmäßig wirkenden Muskelfasern sich in zwei gegenüberliegende Gruppen zu sondern und die archaistische gelenkfreie Rotationsbewegung in eine antagonistische Beugung und Streckung überzuführen begonnen hatten. Die dikondylischen Scharniergelenke gestatten entweder eine zweiseitige Beugung nach beiden Seiten der Gelenkachse, oder häufiger nur eine einseitige Beugung, indem Form und Lage der Angelpunkte die Beugung nach der anderen Beinseite verhindern. Man beobachtet in diesen Fällen oft eine gegenseitige Annäherung der Angelpunkte auf der nicht beugbaren Achsenseite, bisweilen können sie auch zu einem einzigen breiten Condylus verschmolzen sein, wie beim monokondylischen Kniegelenk vieler Antennaten (Myriopoden, Proturen etc.). Durch Rückbildung des Angelpunktes der einen Beinseite ist vielfach aus dem dikondylischen Scharnier- ein monokondylisches Drehgelenk entstanden. Von einem syndetischen Scharniergelenk spricht man, wenn zwei Beinglieder mit ihren Chitinrändern auf der einen Beinseite wie die Hälften eines Klappscharnieres mehr oder weniger breit eng aneinanderstoßen.

Alle diese Gelenke haben in ihrer mannigfachen speziellen Ausführung ihre bestimmte Bedeutung, soweit die Gliedmaßen lokomotorische oder prehensorische Funktion ausüben. Bei den Mundgliedmaßen (Gnathopodien) hat der endwärtige Beinabschnitt meist nur tastende Funktionen zu erfüllen, während die Hüften zu Kauwerkzeugen umgestaltet sind. Trotzdem finden wir bei den altertümlichen Formen stets auch hier die Gelenke der Lokomotionsbeine vollständig oder teilweise, entsprechend der Zahl der vorhandenen Glieder, erhalten. In diesen Fällen sind die Gelenke phylogenetisch erklärbar und zur Bestimmung der einzelnen Beinglieder mit Erfolg heranzuziehen. Gleichartige Gelenke wird man ohne Bedenken homologisieren und auf diese Weise auch die von ihnen begrenzten Beinabschnitte bestimmen können. Nur wo alle eigentlichen Gelenke rückgebildet und die einzelnen Beinglieder durch bloße Einschnürungen voneinander getrennt sind, muß man sich bei Vergleichen meist auf ihre zahlenmäßige Reihenfolge beschränken.

Die Muskulatur der Arthropodenbeine ist wie deren Gelenke mannigfachen Variationen unterworfen. In den einfachsten Fällen führt jedes Beinglied die Muskeln, welche zur Bewegung des von ihm und dem folgenden Gliede gebildeten Gelenkes dienen. Das normale, archaistische Muskelsegment ist durch einen

Beuger oder Flexor und den ihm entgegenwirkenden Strecker oder Extensor charakterisiert. Nach Form und Lage der Beingelenke unterscheiden wir Levator- und Depressormuskeln im Vertikal-, Pro- und Remotormuskeln im Horizontalgelenk, legen den Muskeln jedoch in besonderen Einzelfällen näher bezeichnende Termini bei. An monokondylischen Gelenken finden wir bisweilen außer dem Beuger und Strecker einen dritten, dem Condylus gegenüberliegenden Muskel (Fig. 18), die dann zusammen eine Rotationsbewegung auslösen, oder es sind die Fasern des Flexormuskels in ziemlicher Breite am Gliedgrunde angeheftet, so daß sie neben der Flexion auch eine schwache Drehung bewirken (Fig. 15). Komplizierter ist, besonders bei den Opisthogoneaten, die das Bein mit dem Rumpfe verbindende Muskulatur, worauf hier indessen nicht näher eingegangen werden kann. Sekundäre Gelenke besitzen häufig nur Beugemuskeln, oder es fehlen auch diese und die Gelenke werden nur indirekt durch die sie überspannenden Muskeln oder deren Sehnen mitbewegt.

Die Faserbündel ein und desselben Muskels liegen entweder in ihrer Gesamtheit in einem einzigen Beingliede, ohne ein proximales Gelenk zu überschreiten (Fig. 4, 5, 30), oder sie reichen teilweise oder sämtlich von einem bestimmten Gliede in das basalwärts anschließende oder ein in der gleichen Richtung noch weiter entferntes Glied hinein. Muskeln der letzteren Art nennt man „Brückenmuskeln“ (Verhoeff, 1903). Sie sind oft die Homologa einfacher direkter Muskeln der entsprechenden Gelenke anderer Beine, in anderen Fällen sind sie durch eine basalwärts fortschreitende Vergrößerung eines direkten Muskels entstanden zu denken. Ein ursprünglich einheitlicher einköpfiger Muskel kann auf diese Weise zwei- und mehrteilig oder -köpfig werden. Es kann aber auch dadurch eine Gliederung eintreten, daß ein Teil der Fasern an dem überschrittenen (oder besser gesagt sekundär aufgetretenen) Gelenk durchgeschnürt wird, so daß ein ganz neuer Muskel in Erscheinung tritt. Gelegentlich kann man die Spaltung eines solchen Muskels sozusagen unmittelbar beobachten und des weiteren durch Vergleich anderer Beine desselben und verwandter Tiere die schließlich völlige Isolierung der neu getrennten Muskeln (z. B. des Depressor trochanteris und coxae II in den Figuren 6—8) verfolgen. Es findet dies hier Erwähnung, um der Annahme zu begegnen, als seien die Muskeln nach ihrer Proximal-Ausdehnung in verschiedene Kategorien einzuteilen und diese Kategorien dann ausschlaggebend für die Identifizierung der Einzelmuskeln. Gewiß dürfte die Muskulatur bei der Entstehung der primären Gelenke der ausschlaggebende Faktor gewesen sein; als diese aber erst einmal fixiert waren, konnte die Muskulatur nur noch in bescheidenem Maße modellierend in das Gefüge der Beinglieder und ihrer Gelenke eingreifen. Bei Gelenkreduktionen und Gliederverschmelzungen sehen wir meist zuerst die Muskulatur rückgebildet werden und verschwinden, während die Gelenke oft noch lange in Gestalt von Nähten und Furchen erhalten bleiben, was gegen die von Verhoeff und Voss vertretene Auffassung von einer spezifisch kinematischen Natur des Chitinskelettes der Arthropoden spricht (vgl. auch das S. 656 Gesagte).

Zur Bestimmung des phyletischen Alters von Beingliedern ist das Studium der Muskulatur unentbehrlich, da man annehmen darf, daß ein „Brückenmuskel“ in der Regel älter ist als das von ihm überschrittene Gelenk und daß ein Gelenk, an dem

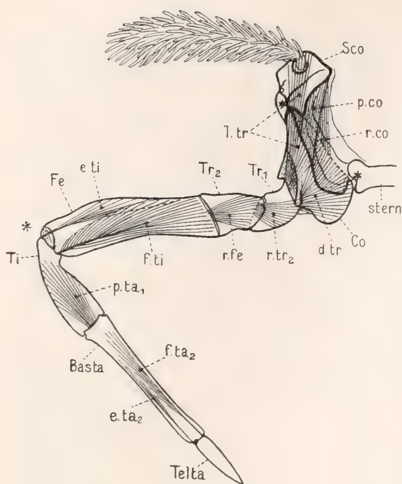


Fig. 4.

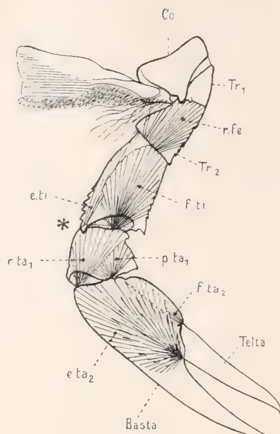


Fig. 5.

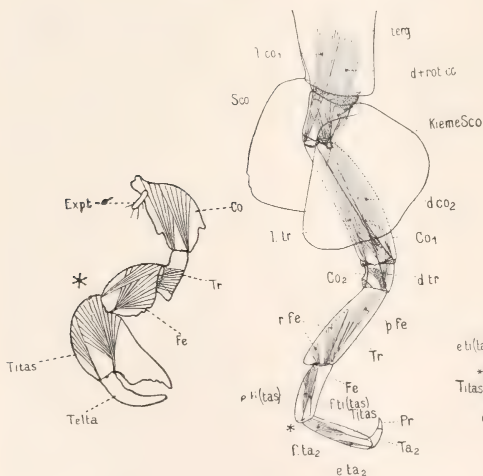


Fig. 6.

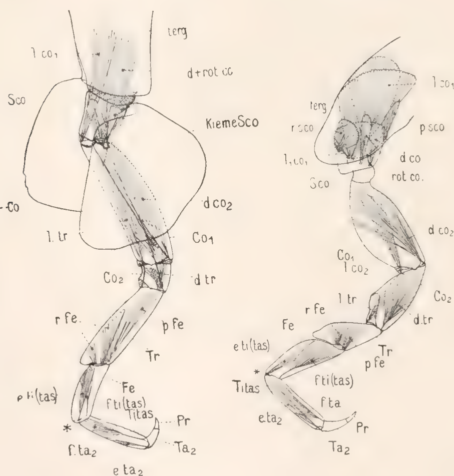


Fig. 7.

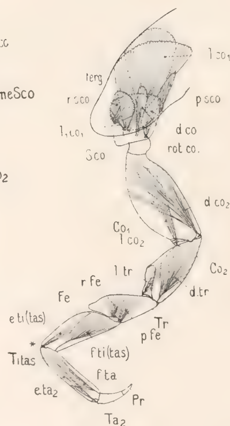


Fig. 8.

Fig. 4. **Hinterstes Schreitbein von Astacus**, Vorderansicht. * * an der Basis der Coxa geben die Lage der Condyli des Rumpfgelenkes an. Bezeichnungen siehe hinten.

Fig. 5. **Scherenbein von Astacus**, schräge Hinteransicht, ohne Subcoxa, die pleural ausgebildet ist. — Die Bezeichnungen $e.ta_2$ und $f.ta_2$ sind zu vertauschen.

Fig. 6. **Scherenbein von Apseudes.**

Fig. 7. **Ein mittleres Laufbein von Gammarus,** von innen gesehen. Die Subcoxa ist unbeweglich und außen mit einer großen schildartigen Platte, ventral mit einem Kiemenanhang versehen.

Fig. 8. **Hinterstes Laufbein von Asellus,** Vorderansicht. Die Subcoxa ist rings geschlossen und frei beweglich.

Muskeln wirken, älter ist als ein solches, das der Muskeln entbehrt. Infolge eigenartiger Anpassungen können indessen Ausnahmen Platz greifen, die man bei einer Entscheidung über die Altersfrage der Beinglieder auszuschalten hat. So wächst z. B. der Krallengliedflexor bei Arachniden und Tracheaten nach der Beinwurzel zu, ohne Rücksicht auf vorhandene Gelenke zu nehmen, und gelegentlich können Muskeln, die in der Regel auf ihr Ursprungsglied beschränkt bleiben — wie die für den Trochanter typischen Levator oder Remotor femoris, und Extensor oder Flexor tibiae s. tibiotarsi, deren Fasern meist dem Trochanterofemur angehören —, bis in die Coxa oder gar an die subcoxalen oder tergalen und sternalen Skeletteile hinaufreichen.

Wir können die Beingelenke nach ihrem mutmaßlichen phyletischen Alter in primäre, sekundäre und tertiäre Gelenke sondern; die ersten kehren in großer Uebereinstimmung an den normal gegliederten Beinen aller echten Arthropoden wieder, während unter den letzteren eine größere Mannigfaltigkeit herrscht, die ihre Homologisierung wesentlich erschwert.

Zu den primären Gelenken gehören das Rumpf-, das Hüft- und das Kniegelenk. Hüft- und Kniegelenk sind vertikale, das Rumpfgelenk ein Horizontal- oder Drehgelenk.

a) Das Rumpfgelenk.

Soll ein Bein der Lokomotion dienen, so erscheint es zweckmäßig, wenn es in toto vor- und rückbewegt werden kann, da es in diesem Falle dem Rumpfe die — noch bei den Anneliden hochentwickelten — teleskopartigen und alternativen (schlängelnden) Kontraktionsbewegungen ersparen kann. Bei den Anneliden ist eine solche selbsttätige Bewegung der Parapodien nur unvollkommen ausgeprägt. Bei den Arthropoden ist sie mit der stärkeren Chitinisierung des Integumentes im Rumpfgelenk vervollkommnet worden. Dies Gelenk trennt die Basis der Extremität vom Hüftgliede, die Subcoxa von der Coxa. Wo es in typischer Gestaltung auftritt, wie z. B. an den Gangbeinen der decapoden Crustaceen, ist es ein dikondylisches Scharniergelenk mit stärkerer Außenangel, für die die Subcoxa den Gelenkknopf, die Coxa die Gelenkpfanne liefert. An der Innenangel des Rumpfgelenkes stoßen bei den genannten Krustern Coxa und Sternum aneinander, woraus hervorgeht, daß hier die Subcoxa kein ringsgeschlossenes Beinglied, sondern nur eine der Coxa außenseitlich vorgelagerte Platte vorstellt, die selbst nicht frei beweglich ist. Die Innenangel des Rumpfgelenkes ist häufig obliteriert oder mit einer besonderen Schaltspange (Trochantinus der Insekten) versehen, so daß die Coxa außer der Pro- und Remotion auch rotierende Bewegungen ausführen kann. Am Hüftgrunde wirken dementsprechend entweder nur Pro- und Remotor- oder außerdem noch Rotator-Muskeln. Diese gehen, nicht selten in sehr komplizierter Anordnung, teils von den tergalen oder den subcoxalen (pleuralen) Skeletteilen, teils von sternalen

Apodemen, an Kopf- oder prosomalen Extremitäten teilweise auch von inneren entosternalen Sehnenbildungen, aus. Aller Wahrscheinlichkeit nach entsprechen sie in ihrer Gesamtheit den beiden inneren Paaren ($dr_1 + dh_1$ und $vr_1 + vh_1$) der weiter oben erwähnten dorsalen und ventralen Muskelbündel der Annelidenparapodien.

In der Regel hat die Subcoxa, wo sie überhaupt differenziert ist, ihre Eigenart als plattenartiges Sockelglied der Extremität beibehalten. Ein ringsgeschlossenes, selbständiges Glied ist sie nur bei den Pantopoden und bei manchen Malacostraken (Arthrostraken). Bei den letzteren können (Fig. 8) die großen Coxalmuskeln das von weit schwächeren Muskeln einseitig bewegte oder unbewegliche Subcoxalglied überschreiten, während bei den Pantopoden die Muskulatur der basalen Beinglieder typisch segmental angeordnet bleibt (Fig. 29). Mit der subcoxalen Muskulatur dieser Arthropodenbeine sind die beiden äußeren Paare der dorsalen und ventralen Muskelbündel ($dr_2 + dh_2$ und $vr_2 + vh_2$ in Fig. 1) der Annelidenparapodien zu vergleichen. Die Subcoxa ist nicht immer einheitlich chitinisiert. Ihre Chitinteile können sowohl bei Crustaceen (z. B. an den Maxillen der Arthrostraken) wie bei Chilopoden und Hexapoden in mehrere, bisweilen gegeneinander bewegliche Teilplatten getrennt sein, die in der Literatur als Epimera, Episterna und Trochantinus bekannt sind. Es bestehen übrigens zwischen den verschiedenen Klassen und Ordnungen der Antennaten Unterschiede in der Sekundärteilung der Subcoxalplatten, wie vielfach (z. B. bei Hexapoden) auch die Jugendstadien eine von der definitiven abweichende Chitinisierung der Subcoxa zeigen, auf die einzugehen es hier an Raum mangelt. Daß in den typisch begrenzten subcoxalen (pleuralen) Skeletteilen der Insekten (z. B. bei den springenden Orthopteren) auch tergale Abschnitte enthalten seien, wie es Voss in seinem großzügig angelegten Werke über die Hausgrille (1912) angenommen hat, läßt sich aus der Muskulatur nicht im Sinne von Voss nachweisen. Bei den Saltatorien sind wie bei vielen anderen Antennaten Promotor coxae und Depressor trochanteris in allen drei Thorakalsegmenten mit einem Teil ihrer Fasern an der Subcoxa (Pleure) angeheftet; durch die seitliche Verbreiterung des prothorakalen Tergits sind aber die der Insertion der genannten Muskeln dienenden subcoxalen Skeletteile apodemartig ins Innere verlagert worden, was den Anschein erweckt, als seien die subcoxalen Muskelbündel des Meso- und Metathorax im Prothorax am Tergit befestigt. Die Saltatorien zeigen in dieser Hinsicht abgeleitete Verhältnisse, zu deren Verständnis ursprünglichere Insektentypen vergleichsweise heranzuziehen sind.

Nicht selten beobachtet man eine mehr oder weniger innige Verschmelzung der Subcoxa mit dem Sternum oder mit dem Tergum, wie bei vielen Crustaceen und Hexapoden, während eine Verschmelzung mit der Coxa nur selten (z. B. an den Schleppbeinen der Scolopender und Geophiliden, an den Hinterbeinen der Dytisciden) eingetreten zu sein scheint. Berücksichtigen wir, daß die Coxa im Rumpfgelenk primäre Pro- und Remotion ausführt, so werden wir in den Fällen, wo ein scheinbar einheitliches Sternum die typisch gestaltete Coxa umgreift, annehmen dürfen, daß die Subcoxa im Sternum enthalten ist, wie beispielsweise bei den Progoneaten (Fig. 18). Bei den Cheliceraten (Arachniden und Merostomen) vermissen wir jegliche Spur einer Subcoxa. Die Sternalgebilde der Cheliceraten umgreifen die Coxen

der Beine nicht, die Subcoxa kann also nicht mit ihnen verschmolzen sein. Da uns andererseits die Coxen, abgesehen von ihrer mehr oder weniger weitgehend unterdrückten — wenn nachweisbar aber pro- und remotorischen — Eigenbewegung, in typischer Gestaltung entgegentreten, kann die Subcoxa ebensowenig in der Coxa enthalten sein, so daß nur noch die bereits vorausgeschickte Annahme des Fehlens einer Subcoxa bei den Cheliceraten übrig bleibt.

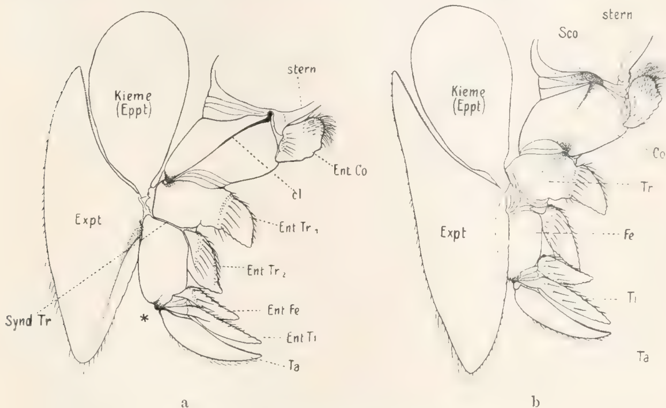


Fig. 9. **Ein mittlerer Blattfuß von Lepidurus (Apus),** a von vorn, b von hinten gesehen. Die Subcoxa ist bis auf eine kleine Partie hinterseits weichhäutig. *Synd.Tr* das syndetische Gelenk zwischen dem 2. und 3. Hauptgliede des Beines. — *Ent.Ti* ist übrigens möglicherweise als zweites Femur-Endit (entsprechend dem zweiten Trochanter-Endit) und in dem Falle *Ta* als Tibiotarsus zu deuten.

b) Das Hüftgelenk.

Die im Rumpfgelenk erfolgende Pro- und Remotion der Gliedmaßen würde altertümlichen schwimmenden Arthropoden bereits einen wesentlichen Fortschritt gegenüber der Lokomotion durch Annelidenparapodien gebracht haben. Kriechende Kerfe benötigten aber frühzeitig außerdem der Möglichkeit einer Hebung und Senkung des Beines, für die in unmittelbarem Anschluß an das Rumpfgelenk das Hüftgelenk eingerichtet worden ist. Im Hüftgelenk, das meist dikondylisch ist, artikuliert der endwärtige Beinabschnitt, bei mehrgliedrigen Beinen der Trochanter oder das Trochanterofemur, mit der Coxa oder der Subcoxo-Coxa. Die Gelenkachse liegt bei normaler Beinorientierung horizontal, und die Angelpunkte sind so gelagert, daß das Beinende meist ausgiebig gehoben und bis zur Streckung oder noch tiefer herabgesenkt werden kann. Dementsprechend befindet sich die weitere Gelenkhaut im Hüftgelenk meist auf der Beinoberseite (Fig. 4, 10—14). Die bisweilen mehrköpfigen und dann meist bis in den Rumpf hinaufreichenden Levator- und Depressor-Muskeln sind in der Regel am basalen Rande des auf die Hüfte folgenden Beingliedes (meist Trochanter oder Trochanterofemur) angeheftet, selten treten sie, wie bei Machilis (Fig. 13), ins Innere des Trochanter ein.

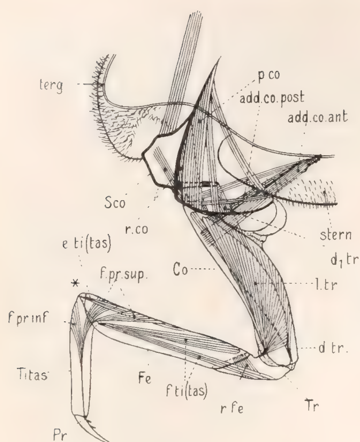


Fig. 10.

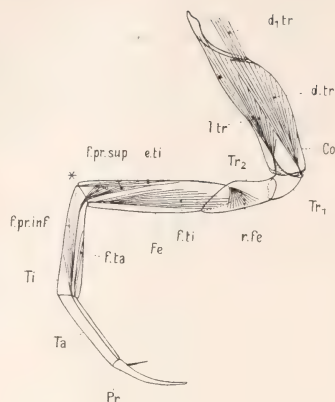
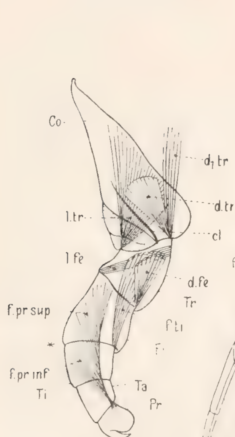
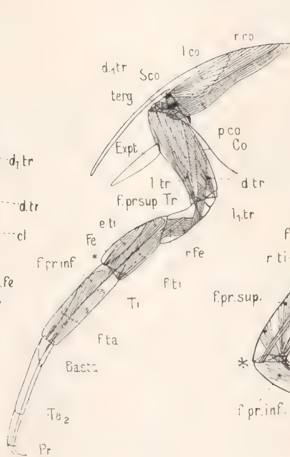


Fig. 11.





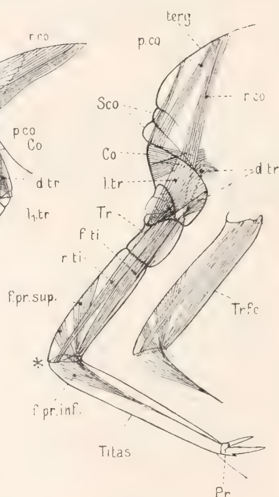


Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14.

Fig. 10. **Prothorakalbein einer heterophagen Coleopterenlarve,** Vorderansicht. Die Adductores coxae (*add.co.ant* und *post*) sind nebst einem dritten, an der Außenecke der Coxa wirkenden Muskel am sternalen Apodem befestigt.

Fig. 11. **Laufbein einer Trichopterenlarve,** Hinteransicht, ohne Subcoxa. Der Trochanter ist zweiteilig.

Fig. 12. **Laufbein einer Tenthredinidenlarve,** Hinteransicht, ohne Subcoxa. Es fehlt der Extensor tibiae; das Trochantergelenk ist dikondylisch.

Fig. 13. **Metathorakalbein von Machilis**, Vorderansicht, jedoch Tibia und Tarsus etwas gedreht. Das schwarz gezeichnete Gebilde an der Subcoxa ist ein subcoxales Apodem, das unter anderem dem Ansatz des einen Kopfes des Depressor trochanteris dient (vgl. hierzu auch Fig. 10).

Fig. 14. **Prothorakalbein von Orchesella**, Hinteransicht. Die an Subcoxa und Coxa herantretenden Muskeln sind nur zum Teil bezeichnet. In der kleinen Nebenfigur sind Trochanter und Femur des normal gegliederten Beines zum Trochanterofemur verschmolzen.

Die der Lokomotion dienenden Gliedmaßen zeigen bei fast allen Arthropoden das eben beschriebene Hüftgelenk, das in Verbindung mit dem Rumpfgelenk das zwischen beiden gelegene Coxalglied einwandfrei bestimmt. Hinzuzufügen ist noch, daß dieses ungeteilt oder zweigliedrig sein kann und daß im letzteren Falle der Umfang des gesamten Coxale aus dem Verhalten der Muskulatur und aus der Gelenkbildung der distalwärts folgenden Beinglieder festgestellt wird.

c) Das Kniegelenk.

Außer der Pro- und Remotion im Rumpfgelenk und einer Hebung und Senkung im Hüftgelenk bedarf das lokomotorische Arthropodenbein noch einer geeigneten Beugung inmitten des auf die Hüfte folgenden Abschnittes, damit das Tier die Spitze des Beines dem Boden, auf dem es sich bewegt, andrücken kann. Diese Beugung ermöglicht das Kniegelenk (* in den Fig. 4—30), dessen Achse der des Hüftgelenkes nahezu gleichgerichtet ist, in dem aber mit seltenen Ausnahmen (bei Antennen der Krebse und beim „Eierträger", der 3. Extremität, der Pantopoden-♂) das Endstück des Beines nicht über die gestreckte Lage emporgehoben werden kann. Auch beim Schwimmen ist der Besitz eines solchen Gelenkes von Vorteil, weil zum Heben des im Knie gebeugten Beines geringere Kraft benötigt wird, und so ließe es sich erklären, daß auch die Schwimmbeine der Phyllopoden das Kniegelenk beibehalten haben (Fig. 9).

Das Kniegelenk ist in der Regel ein dikondylisches, seltener (bei Tracheaten, Phyllopoden, Acariden) ein monokondylisches Scharnier- oder Drehgelenk und trennt bei reichgegliederten Extremitäten Femur und Tibia, von denen an armgliedrigen Beinen jenes mit dem Trochanter, diese mit dem Tarsus zu je einem Gliede verschmolzen sein kann. Derartige armgliedrige Extremitäten kommen in allen Arthropodenklassen vor und beweisen uns, daß das eigentliche Kniegelenk in dem auf die Hüfte folgenden Beinabschnitt das älteste, unter den primären aber wahrscheinlich das jüngste Beingelenk ist.

Die am Grunde der Tibia oder des Tibiotarsus wirkenden Muskeln entsprechen als Extensor und Flexor tibiae dem Levator und Depressor trochanteris des Hüftgelenkes und können wie jene ein- oder mehrköpfig sein. Oft reichen ihre Fasern basalwärts nicht über den Grund des Femur oder des Trochanter hinaus, bisweilen aber treten sie auch in die Coxa hinein oder überschreiten sogar diese noch, um am Tergum oder an sternalen Apodemen Halt zu finden. Der Flexor tibiae fehlt an normal gegliederten Beinen nie, häufig aber vermißt man den Extensor tibiae, der an monokondylischen Kniegelenken überdies nutzlos wäre. An monokondylischen Kniegelenken sind bisweilen besondere Drehmuskeln (z. B. ein Remotor tibiae, *r.ti* in Fig. 14) vorhanden.

a b

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 15. **Laufbein von Orya.** a Hinter-, b Vorderansicht; ohne Subcoxa, Coxa unvollständig eingezeichnet. — Statt f_2tr lies $f_2ti.Ks$ = Krallenflexorsehne.

Fig. 16. **Zweitletztes Laufbein von Scolopendrella**, Vorderansicht. *Co.bls* Coxalbläschen, *Expt?* stylusartiger Coxalanhang.

Fig. 17. **Scolopendra.** Seitenansicht der die 3 letzten Laufbeine und die Schleppbeine tragenden Segmente, nach Entfernung der Telopoditabschnitte der Extremitäten; demonstriert wird die Verbindung von Subcoxa (Pleura) und Coxa an den Schleppbeinen. *sti* Stigma, *tpg* Ansatzfläche des Trochanters.

Fig. 18. **Laufbein von Julus,** Hinteransicht.

d) Die sekundären und tertiären Beingelenke.

Wie bereits im vorstehenden angedeutet, gehören armgliedrige Extremitäten, die nur die drei beschriebenen Primärgelenke besitzen, zu den Ausnahmen; häufiger schon begegnet man Gliedmaßen, denen nur einzelne der jüngeren Beingelenke fehlen. Die Mehrzahl der lokomotorischen und prehensorischen Arthropodenbeine besteht aus einer größeren Gliedzahl, zeigt also zwischen den primären noch sekundäre und tertiäre Gelenke.

1. Die intercoxalen Gelenke.

Zweigliedrige Hüften sind seither nur von Crustaceen, Myriopoden und Insekten bekannt geworden. Am sichersten läßt sich die Zweigliedrigkeit der Hüften bei gewissen Diplopoden (Fig. 18) nachweisen, weil ihr intercoxales Gelenk, das im übrigen eine Kopie des echten Coxalgelenkes ist, der Muskulatur völlig entbehrt. Auch bei den arthrostraken Crustaceen (Fig. 6—8) gleicht das intercoxale dem coxalen Gelenk und läßt sich auch hier unzweideutig als solches nachweisen, da nicht nur das echte Coxalgelenk, sondern auch der darauffolgende Trochanter streng typisch gestaltet ist, übrigens bei Anisopoden (Apseudes, Fig. 6) die beiden fraglichen Glieder in eins verschmolzen sein können. Bei den Insekten, deren Maxillopodien mit ihren Innen- und Außenladen zweigliedrige Coxen zeigen, pflegt kein besonderes Intercoxalgelenk mit eigener Muskulatur vorhanden zu sein, doch genügt ein Vergleich der „Laden“ mit den coxalen „Enditen“ der Labiopodien der Arthrostraken (Fig. 37, 41, 46) zum Beweise der angenommenen Homologie.

2. Das Trochantergelenk und die intertrochanteralen und interfemoralen Gelenke.

Zwischen dem Hüft- und dem Kniegelenk befinden sich bei mehrgliedrigen Lokomotionsbeinen in der Regel 2 oder mehr Glieder; sind ihrer nur 2 vorhanden, so pflegt das basale der Trochanter oder Schenkelring, das distale das Femur oder der Schenkel zu sein. Das Gelenk zwischen Trochanter und Femur wird als Trochantergelenk bezeichnet. Es zeigt drei wesentlich verschiedene Bildungstypen. In vielen Fällen ähnelt es dem Hüftgelenk und ist wie dieses ein dikondylisches Vertikalgelenk mit horizontaler Gelenkachse, wie z. B. bei den Merostomen, Scorpionen, Pantopoden und vielen Progoneaten. Bei anderen Progoneaten (Diplopoden) fehlt der hintere Angelpunkt; das Trochantergelenk ist dort ein monokondylisches Drehgelenk mit vorderem Condylus (Fig. 18) und besitzt außer dem Levator und Depressor noch einen kleinen Remotor femoris. Ein horizontales (mit meist schräg vertikaler Gelenkachse ver-

sehenes) dikondylisches Trochantergelenk finden wir endlich bei manchen Arachniden (Pedipalpen, Araneen, Opilionen, Chelonethen u. a.), ein syndetisches bei den meisten Opisthogoneaten und Malacostraken, auch bei gewissen Entomostraken (Apus, Fig. 9). In allen ursprünglichen Fällen werden letztere vom Re- und Promotor femoris (den Aequivalenten des Levator und Depressor femoris im vertikalen Trochantergelenk) bewegt; wo indessen die auf der Beinvorderseite gelegene Syndesis einen Muskel überflüssig gemacht hat, wie bei vielen Opisthogoneaten und Malacostraken, treffen wir nur noch den Remotor femoris an (Fig. 5, 10, 11).

Die Aufeinanderfolge der Gelenke zwischen Subcoxa und Coxa, Coxa und Trochanter, Trochanter und Femur, Femur und Tibia oder Tibiotarsus ist besonders dort sehr charakteristisch, wo im Trochantergelenk horizontale Bewegung erfolgt, da in diesem Falle eine regelmäßige Abwechslung zwischen den horizontalen und vertikalen Gelenken stattfindet, welche die Homologisierung der Beinglieder sehr erleichtert. Durch Vergleich mit solchen Schulbeispielen gelingt es dann häufig leicht, Extremitäten mit abweichender Gliederung zu interpretieren. Schwierigkeiten dieser Art bieten insbesondere die Gliedmaßen mit geteilten Hüft-, Schenkelring- und Schenkelgliedern. Die ersteren sind weiter oben bereits kurz besprochen worden. Wie die intercoxalen, so weichen in der Regel auch die intertrochanteralen und interfemoralen Gelenke oder Gliedeinschnürungen von den Hauptgelenken zwischen Coxa, Trochanter, Femur und Tibia in der Muskelversorgung ab, indem sie entweder eigener Muskeln entbehren, oder diese in geringerer Zahl vorhanden sind als an den Hauptgelenken. Nicht selten geben Unterschiede in der Gliederung der verschiedenen Gliedmaßenpaare desselben Tieres, namentlich bei Crustaceen und Arachniden, wichtige Fingerzeige bei der Identifizierung der Beinglieder, da nicht selten nur einzelne Beinpaare reich-, die übrigen aber normal- oder armgegliedert sind (vgl. Fig. 4, 5, 27). Trotzdem bleiben bisweilen Zweifel in der Deutung der sekundären Trochanter- und Femurglieder bestehen. Der Trochanter pflegt im allgemeinen viel seltener als das Femur geteilt zu sein. Die Gangbeine vieler Pseudoscorpione, die 3. und 4. Extremität der Solifugen, die beiden hinteren Gangbeine der Meridogastra (Cryptostemma), die drei hinteren bei Nemastoma (Opiliones) und die Maxillartaster der Machiliden und Diplomeraten zeigen zwei- oder mehrgliedrige Femora, aber ungeteilte Trochantere; zweigliedrige Trochantere sind dagegen mit Sicherheit bis jetzt nur für die beiden hinteren Laufbeine der Solifugen bei gleichzeitig zweigliedrigem Femur und bei eingliedrigem Femur für die Thoracopodien vieler Macruren, eine unvollkommene Zweiteilung für den Trochanter der Odonatenbeine und vieler Trichopterenlarven, sowie für die Blattbeine mancher Phyllopoden nachgewiesen worden (vgl. Fig. 4, 9, 11, 26—28).

3. Die tibiotarsalen Gelenke.

Die Zahl der auf das Kniegelenk folgenden Beinglieder und -gelenke ist erheblichen Schwankungen unterworfen. An Schreit- und Greifbeinen finden sich in der Regel drei oder mehr solcher Glieder vor; an den zu Tastern umgewandelten Extremitäten der Gnathopoden

vieler Antennaten, aber auch an den Schwimmbeinen mancher Phyllopoden ist das auf das Knie folgende Beinglied nicht selten ungeteilt.

Typisch gegliederte Extremitäten lassen drei verschiedene Gruppen tibiotarsaler Glieder erkennen, die man als Schiene oder Tibia, Fuß oder Tarsus und Klauenglied oder Praetarsus bezeichnet hat. Obwohl diese Beinglieder bei den Arachniden, Pantopoden und Tracheaten allgemein an den Laufbeinen vorkommen, scheint der den Crustaceen und Merostomen fehlende Praetarsus erst nach der Trennung von Tibia und Tarsus und nach der Fixierung eines intertarsalen Gelenkes aus der Spitze des zweiten Tarsalgliedes differenziert worden zu sein.

Wir betrachten deshalb zunächst die Gangbeine und die mit ihnen in der Gliederung übereinstimmenden Scherenbeine bei Decapoden

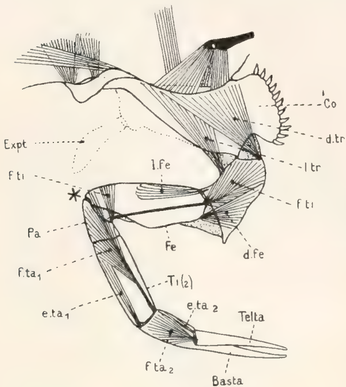


Fig. 19.

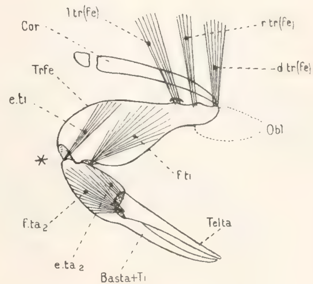


Fig. 20.

Fig. 19. **Scherenbein von Limulus.** Die Muskulatur ist nach den Angaben von PATTEN und REDENBAUGH (1902) unter Aenderung einiger Bezeichnungen eingezeichnet. Die Lage des an der 6. Extremität vorhandenen Exopodits ist durch eine punktierte Linie angedeutet worden.

Fig. 20. **Chelicere von Limulus.** *Obl* Oberlippe, *Cor* Rest des Coxalgliedes der Laufbeine.

oder Limuliden. Wir finden drei tibiotarsale Glieder, deren beiden, kleinen Variationen unterworfenen Gelenke von je einem Beuger und Strecker, oder nur vom Beugermuskel bedient werden. Das mittlere Glied bildet an den Scherenbeinen einen unbeweglichen Fortsatz, dem das Endglied als beweglicher Scherenfinger gegenübersteht. Das erste Glied ist eine Tibia, das mittlere ein erstes, das letzte ein zweites Tarsale oder Basi- und Telotarsus der neueren Terminologie. Von einem Klauengliede fehlt jegliche Spur (Fig. 4, 5, 19).

Wollen wir nun diese drei primären Tibiotarsalglieder mit denen der klauentragenden Arthropodenbeine vergleichen, so müssen wir zuvor der Entstehung des Klauengliedes nachspüren. Ein muskelloses Klauenglied finden wir beispielsweise bei verschiedenen Arthro-

Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 21. **Gnathopod von Thelyphonus,** Vorderansicht. Praetarsus und 2. Tarsale sind unbeweglich verbunden.

Fig. 22. **Gnathopod von Trithyreus,** Hinteransicht, ohne Coxa. Der Praetarsus ist frei beweglich, mit Flexor und Extensor. *e.s.* = Krallenflexorsehne.

Fig. 23. **Gnathopodende von Phrynichus,** Vorderansicht. Der Praetarsus ist mit dem 2. Tarsale verschmolzen, daher die Flexormuskulatur zum Teil im Innern des Telotarsus angreift.

Fig. 24. **Gnathopod von Sadocus,** Vorderansicht. Praetarsus frei beweglich. Tarsus im Gegensatz zu den anderen Figuren ungeteilt, Tibia in Patella und 2. Tibiale (Ti_2) geteilt. — Am Trochanter (*Tr*) ergänze die beiden Bezeichnungen *l.fe* (oben) und *d.fe* (unten).

Fig. 25. **Gnathopod von Charinus,** Vorderansicht. Der freie Praetarsus wird nur durch Flexormuskeln bewegt.

straken (Fig. 7, 8), bei denen es Hansen (1903 b) zuerst als solches erkannt hat. Allerdings ist dies Beispiel nicht sehr günstig, weil die Amphipoden und die meisten anderen Arthrostraken nur zwei primäre Tibiotarsalglieder aufweisen, die durch ein dikondylisches Vertikalgelenk getrennt sind; man könnte versucht sein, in ihnen Tibia und Tarsus anderer Gliedmaßen zu erblicken. Damit steht aber nicht im Einklang, daß das Endglied bei manchen Vertretern als beweglicher Scherenfinger einem unbeweglichen Scherenfortsatz des Grundgliedes gegenübersteht. Unter der kaum widerlegbaren Voraussetzung, daß *das Scherengelenk bei allen Arthropoden das Gelenk zwischen Basi- und Telotarsus ist*, müssen wir das Endglied der Arthrostrakenbeine vielmehr als Telotarsus und folglich das vorhergehende Glied als Tibia + Basitarsus oder als ein Tibiotarsale interpretieren. Ist nun die am Endglied zu beobachtende, eingangs erwähnte Klauenbildung (Fig. 7, 8) dem beweglichen Klauengliede

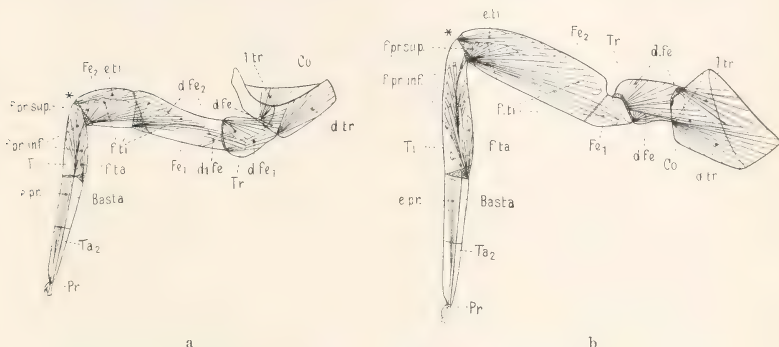


Fig. 26. Garypus. a dritte Extremität, Vorderansicht; b letztes Laufbein, Hinteransicht; in a sind beide Femurglieder frei beweglich. — Statt *d.fe* (über dem Trochanter) lies *l.fe*.

der Cheliceraten und Tracheaten homolog, so ergibt sich die Entstehung des Praetarsus aus einem Spitzenschnürstück des Telotarsalgliedes.

Die eben vorausgesetzte Homologie läßt sich übrigens durch ein Beispiel aus der Reihe der klauentragenden Arthropoden des näheren nachweisen. Scherenbeine kommen bekanntlich nicht nur bei Crustaceen, sondern auch bei den Cheliceraten vor. Die Scheren der Limuliden, Scorpione und Pseudoscorpione gleichen in jeder Beziehung den Crustaceenscheren. Dagegen zeigen die Scheren der Gnathopoden bei den Telyphoniden eine Zusammensetzung des beweglichen Scherenfingers aus dem 2. Tarsale und einer durch eine Ringfurche von ihm abgeschnürten unbeweglichen Klauenspitze. Die Identität dieser Klauenspitze (Fig. 21) mit dem Praetarsus läßt sich durch einen Vergleich mit den verwandten Schizonotiden und Tarantuliden (Fig. 22—25) sicher demonstrieren. Die Telyphoniden haben also eine der Crustaceen- oder Limulidenschere homologe Schere sekundär wieder-

erworben. Da nun diese Schere bereits bei den klauenlosen Crustaceen und Merostomen zur Differenzierung gelangt war, muß folglich der Praetarsus selbst jüngeren Alters sein, und mit Rücksicht auf die von den Amphipoden und Thelyphoniden mitgeteilten Tatsachen leiten wir ihn vom 2. Tarsusgliede, dem Telotarsus, her. Die Verwachsung des Klauengliedes mit dem 2. Tarsale zum Telotarsus ist übrigens auch an den Giftfüßen der meisten Chilopoden (Fig. 43) eingetreten.

Bei der Bedeutung, die dem Besitz eines beweglichen Klauengliedes für eine lokomotorische, insbesondere für eine dem Gehen und Klettern dienende Extremität beizumessen ist, nimmt es nicht Wunder, wenn dasselbe trotz seines mutmaßlich jüngeren phyletischen Alters eine Sonderstellung unter den Beingliedern erworben hat. Es hat nicht nur bei den verschiedenen klauentragenden Arthropoden

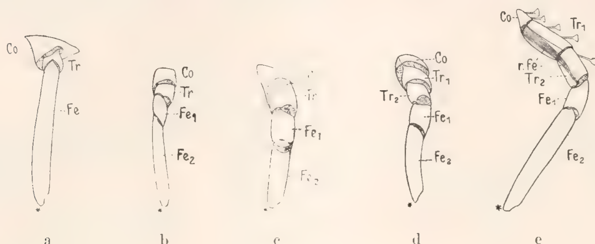
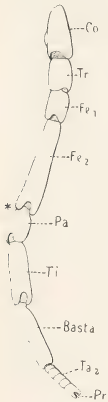


Fig. 27. **Galeodes.** Coxa, Trochanter- und Femurglieder der Extremitäten II—VI (a—e). a—c von der Vorder-, d und e von der Hinterseite gesehen.

die mannigfachsten gestaltlichen Abänderungen erfahren, sondern es hat auch in der Regel eine überaus zugkräftige, meist mehrgliedrige Flexormuskulatur erhalten, der übrigens nur bei den Arachniden und Pantopoden ein schwacher Extensormuskel entgegenwirkt. Die Flexormuskeln sind an einer am Grunde des Praetarsus angehefteten Sehne befestigt und können bei den verschiedenen Arthropoden vom 2. Tarsalgliede an basalwärts emporwachsend bis in den Trochanter oder gar in die Coxa hineinreichen (wie bei Chilopoden, Fig. 15, 43), bleiben aber meist auf bestimmte Beinglieder beschränkt. Der Extensor praetarsi entspringt bei den Arachniden stets im 1. oder einzigen Tarsale. Bei den Pantopoden bleiben Flexor und Extensor praetarsi einköpfig und im letzten Tarsalgliede liegen.

Zwischen dem Kniegelenk und dem am Ansatz der Krallen-Flexorsehne leicht erkennbaren Praetarsus liegen nun die seit langen Zeiten bei den Hexapoden und Arachniden als Tibia und Tarsus bezeichneten Beinglieder. Daß zum Tarsus eigentlich der Praetarsus hinzuzurechnen ist, haben wir eben erst festgestellt; wir müssen folglich an klauentragenden Gliedmaßen die Glieder eines zweiteiligen Tarsus als 1. und 2. Tarsale oder als Basitarsus und 2. Tarsale bezeichnen, da der Telotarsus der Crustaceen- und Limulidenbeine das 2. Tarsale samt dem Praetarsus umfaßt. Entsprechend geben wir einem ungeteilten Tarsus den vergleichend-morphologischen Terminus eines „Miotarsus“.

Von den Gelenken der Tibiotarsalglieder ist dasjenige zwischen Tibia und Tarsus in der Regel das wichtigste und weicht nicht selten gestaltlich oder in der Muskulatur von den übrigen tibiotarsalen Gelenken ab. Bei den Insekten pflegt z. B. das Gelenk zwischen Tibia und Tarsus mit dem distalsten Flexor-, selten (bei Forficula) zugleich mit einem Extensor-Muskel ausgestattet, die sekundären Tarsalglieder aber muskellos zu sein.



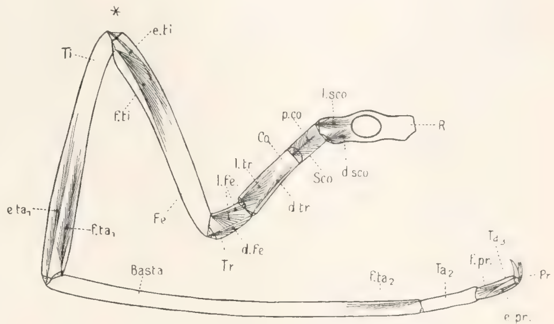


Fig. 28. Fig. 29.

Fig. 28. **Letztes Laufbein von Cryptostemma**, Ventralansicht.
Fig. 29. **Vorletztes Laufbein von Nymphon**, Vorderansicht. *R* Rumpfsegment.

Ein ähnliches Verhalten zeigen auch manche Arachniden- und Progoneaten-Beine. In anderen Fällen sieht man im Tibialgelenk das 1. Tarsalglied durch Flexor und Extensor, im ersten Intertarsalgelenk aber das 2. Tarsale nur durch einen Flexor bewegt, wie z. B. bei den Scorpionen und den Pantopoden (Fig. 29). Bei vielen Myriopoden, deren monokondylischen Tibiotarsalgelenke sich sehr ähneln, bleibt der Flexormuskel des 2. Tarsale in der Regel kleiner als jener des 1. Tarsusgliedes, so daß bei der Homologisierung der tibiotarsalen Hauptglieder meist keine nennenswerten Schwierigkeiten bestehen. Wo zwischen dem Knie und dem Praetarsus nur zwei Beinglieder vorkommen, werden wir diese folglich, wenn keine zwingenden Gegengründe vorliegen, als Tibia und Tarsus (oder besser Miotarsus) ansprechen müssen, indem wir von der Annahme ausgehen, daß das schwächere Intertarsalgelenk früher unterdrückt wird als das wichtigere, und wahrscheinlich auch ältere Gelenk zwischen Tibia und Tarsus (Fig. 10—14). Wo endlich zwischen Knie und Praetarsus nur ein einziges Glied liegt, wie bei vielen Tracheaten, muß dieses der Tibia samt dem Miotarsus entsprechen, also ein Tibiotarsale sein (Fig. 10, 14). Indessen sind bisweilen Ausnahmen zu beobachten, bei denen der Gelenkverlust eine andere Reihenfolge genommen hat, was in jedem einzelnen Falle durch Vergleich mit den reicher gegliederten Extremitäten desselben oder verwandter Tiere nachzuprüfen ist; hier genügt es, auf das weiter oben besprochene Beispiel einer Gliederung in Tibio-

tarsale und Telotarsus bei den Arthrostraken (Fig. 7, 8) zurückzuverweisen.

Daß der Tarsus häufig zweigliedrig ist, ergibt sich schon aus dem vorstehenden Absatz. Nicht selten ist sein 2. Glied abermals, und dann in der Regel in muskellose Glieder geteilt (bei vielen Opisthogoneaten, Schizopoden, Arachniden und Pantopoden), nur am sogenannten „Eierträger“, der 3. Extremität der Pantopoden-Männchen, werden auch die 3 tertiären Tarsusglieder durch Beugermuskeln bewegt.

Die Tibia ist mit Ausnahme gewisser Arachniden stets ungeteilt. Zweigliedrig ist sie bei den Araneen und Opilionen an der 2.—6., bei den Pedipalpen an der 3.—6., bei Cryptostemma an der 3. und 4. Extremität; auch die Acarinen dürften typisch zweigliedrige Tibien besitzen. Seit langem ist das 1. Tibialglied als Patella bekannt. Das Patellargelenk ist bei typischer Ausbildung ein Horizontalgelenk, dessen Syndesis auf der Beinhinterseite gelegen ist, so daß das 2. Tibiale und mit ihm der endwärtige Beinabschnitt durch den im Patellargelenk wirkenden Promotor tibiae oder durch Pro- und Remotormuskel mehr oder weniger schräg nach vorn bewegt werden (Fig. 24). Eine Furche im Tibialgliede der Limulusbeine ist möglicherweise als Beginn oder Rudiment einer Patellargliederung aufzufassen. Daß übrigens die Patella nur ein Schnürstück der Tibia und nicht etwa die Tibia selbst sein kann, geht unter anderem daraus hervor, daß erst das zweite auf die Patella folgende Glied den Extensor praetarsi, der an patellalosen Beinen aus dem 1. Tarsale abgeht, entsendet, einerlei ob auf dies Glied nur noch das Klauenglied oder noch weitere Tarsalglieder folgen.

Außer der letztbeschriebenen Gliederung der Tibia in Patella und 2. Tibiale ist endlich bei den Tarantuliden, deren Gangbeine im Besitz einer Patella sind, eine weitere Teilung des 2. Tibiale in 2 Glieder an der 4. und 5. und in 2—5 Glieder an der 6. Extremität festgestellt worden (Börner 1905). Wie meist die sekundären und tertiären Tarsalglieder entbehren diese Teilglieder des 2. Tibiale der Tarantuliden eigener Muskulatur. Die Tibia scheint auch bei den Eucyphideen sekundär mehrgliedrig zu sein (s. Fig. 165, S. 54).

e) Der Außenast der Crustaceenbeine.

Bekanntlich bestehen die Gliedmaßen vieler Crustaceen nicht aus einer einfachen Gliedreihe, sondern aus einem 1—3-gliedrigen Schaft mit zwei einfachen oder gegliederten Aesten (vgl. Kapitel I, 2 des Crustaceenkapitels, S. 30f.). Man nennt solche Extremitäten Spaltbeine und unterscheidet bei den Krebsen die drei Gliedmaßentypen des „Blattbeines“, des „Spaltbeines“ und des „Stabbeines“. Das typische Blattbein wird von den Crustaceenforschern als Urbein aufgefaßt und von ihm das Spaltbein abgeleitet, während das Stabbein als letzte Etappe der Beinmetamorphose gilt und seine direkte Entstehung aus einem Blattbein nur gelegentlich (vgl. Abs. 2, S. 33) angenommen wird.

Ehe wir diese Auffassung mit der im Vorstehenden vorgetragenen Normalgliederung der Arthropodenbeine in Einklang zu bringen versuchen, wollen wir einige Spalt- und Blattbeinformen in engerem Vergleich mit Stabbeinen betrachten.

Typisch gegliederte „Stabbeine mit Außenast" sind beispielsweise die vorderen Thoracopodien der Macruren (Fig. 4, 30). Die Laufbeine dieser Krebse zeigen endwärts von der meist pleurenartigen Subcoxa folgende freien Glieder: ungeteilte Coxa (Coxale), zweigliedrigen Trochanter (Basale + Ischium), eingliedriges Femur (Merus), eingliedrige Tibia (Carpus), Basitarsus (Propus) und Telotarsus (Dactylus); am vordersten Scherenbein sind die beiden Trochanterglieder in eins verschmolzen, doch fehlt auch hier der Außenast anderer Krebsbeine. Die beiden dann folgenden Thoracopodien oder Maxillopodien besitzen entweder (wie beim Flußkrebs) die gleichen Glieder wie die Gangbeine oder eine geringere Zahl, da sowohl die Trochanterglieder unter sich wie zugleich mit dem Femur, endlich auch die beiden Tarsalia verwachsen können. Mit dem Trochantergrunde aber artikuliert ein dorsaler — verschieden gestalteter — Anhang, der sogenannte Außenast (Fig. 30). — Auch die 2. Antennen der Macruren lassen eine Gliederung in Coxa, zweigliedrigen Trochanter, Femur, Tibia und tarsale Geißel erkennen und besitzen einen mit dem Trochanter artikulierenden Außenast.

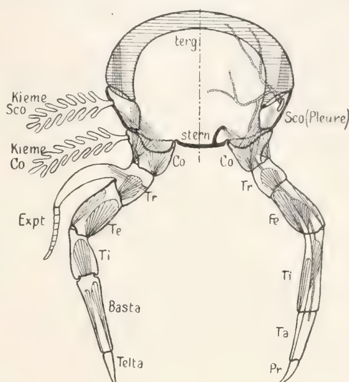


Fig. 30. **Schema** zur Veranschaulichung der Homologien zwischen den Beingliedern eines malacostraken Krebses (linke Hälfte) und der Opisthogoneaten (rechte Hälfte). Der Exopodit ist ein Trochanteranhang. An Stelle der coxalen und subcoxalen Krebskiemen besitzen die Opisthogoneaten die mit einem subcoxalen (pleuralen) Stigma sich öffnenden Tracheen. — Statt *Te* lies *Fe*.

An den Thoracopodien vieler anderer Crustaceen ist der Außenast ebenfalls nachweislich mit dem Trochantergliede, dem Basale der Crustaceenforscher, verbunden. Auch an den Blattfüßen der Phyllopoden erscheint der Außenast als Trochanteranhang (Fig. 9), wenn man annimmt, daß ihr Trochanterglied mit 2 Enditen versehen ist. Auffälligerweise ist nämlich das große Grundglied der Apus-Beine mit dem folgenden Gliede durch ein dikondylisches Gelenk, dessen vordere stärkere Angel durch eine Chitinleiste versteift wird, verbunden, während zwischen den beiden folgenden Gliedern vorderseits eine durch die aneinander stoßenden Chitinränder gebildete Syndesis liegt, wie sie für das Trochantergelenk vieler Malacostraken und Opisthogoneaten typisch ist. Rückseits ist diese Gelenkstelle weichhäutig, und das dritte Endit ist nur am 1. fühlerartigen Thoracopod deutlicher mit dem Gliede des zweiten Endits verbunden. Der Exopodit artikuliert an der Außenkante des Beines mit dem Grunde des dritten großen Beingliedes, hinterseits liegt er aber zugleich mit der epipodialen Kieme über der weichhäutigen Partie zwischen diesem und dem vorhergehenden Gliede. Da sich nun am Ende des dritten

Hauptgliedes die starke Angel des Kniegelenkes vorfindet, dürfte die in Fig. 9 angenommene Bezeichnung der Beinglieder vergleichend morphologisch begründet sein. Die Zweiteiligkeit des Trochantergliedes würde ihre Parallele unter den Macruren finden.

In anderen Fällen, und zwar vornehmlich an Pleopodien und Uropodien, kann der Außenast aber auch ein Anhang des Coxalgliedes. d. h. des ersten freien Beingliedes sein. Nach der älteren Auffassung. die auch noch von W. Giesbrecht im Crustaceenkapitel dieses Bandes vorgetragen worden ist, sollte dort unser Coxale allerdings das Basale (den Trochanter) vorstellen (vgl. z. B. die Figuren S. 65). Die Artikulation der Basalglieder der Pleopodbeine weist aber gerade beim Flußkrebs (entsprechend natürlich bei allen anderen Decapoden) ganz unzweideutig darauf hin, daß ihr großes, die beiden Spaltäste tragendes Glied die Coxa, ihr kleines. halbseitiges Grundglied ein sekundäres Schnürstück der Coxa der Thoracopodien ist (vgl. Fig. 51), während die Subcoxa mit dem Sternum verschmolzen zu denken ist. Man braucht nur den Ansatz der Hüften am hintersten Gangbeinpaar mit der Insertion der Pleopodien in Gelenkbildung und Muskulatur sorgfältig zu vergleichen. um das Gesagte zu bestätigen. Wie bei allen anderen Arthropoden ist eben auch bei den Crustaceen nichts mehr verfehlt, als die Glieder ihrer Beine durch einfaches Abzählen bestimmen zu wollen (Hansen 1893, Börner 1903). Bei Besprechung der Gnathopodien werden wir abermals Gelegenheit haben, darauf zurückzukommen.

Mit dem Coxale verbundene Exopodite scheinen an den Thoracopodien selten zu sein: als Beispiel mögen die Anisopoden dienen. die am 2. und 3. Thoracopod bei manchen Formen ein winziges Exopodit besitzen, das sich vom 1. Coxale abgliedert (Fig. 6 u. Fig. 172, S. 54). Die Deutung dieses Gliedes als Coxale ergibt sich aus einem Vergleich der Thoracopodien unter sich und mit denen der Isopoden und Amphipoden; bei Apseudes ist der Träger des Exopodits am 2. Thoracopod ungeteilt, am 3. zweigliedrig, Muskulatur und Gelenkbildung lassen aber die in Fig. 172 vertretene Auffassung nicht zu. — Es liegen hier also bei im übrigen gleicher Gelenkbildung zwischen Trochanter und Femur (Basale oder Ischium und Merus) sowie zwischen Femur und Tibia (Merus und Carpus) ganz andere Gliedverhältnisse vor als bei den typischen Thoracostraken, zu denen offenbar auch die Anomostraken zu rechnen sind. Die Thoracopodien der letzteren zeigen eingliedrige Coxa, trochanterales Exopodit und zweigliedrigen Trochanter, im Gegensatz zu den mit zwei- oder eingliedriger Coxa und eingliedrigem Trochanter versehenen eigentlichen Arthrostraken. Ob die Thoracopodien der Sympoda (vgl. Fig. 166, S. 54) nach dem Schema der Arthrostraken- oder Thoracostrakenbeine gegliedert sind, bleibt nachzuprüfen.

Außer bei den Crustaceen kommen Gliedmaßen mit Außenast noch bei Limulus und bei Insekten vor. Das hintere Laufbein der Limuliden (Fig. 19) besitzt einen coxalen Anhang, der jedenfalls als Exopodit aufgefaßt werden muß. Laufbeine mit stylusartigem coxalen Exopodit besitzt auch Machilis (2. und 3. Thorakalextremität, Fig. 13). Die Pleopodien zeigen bei den Thysanuren (Machilis, Lepisma) an den Genitalsegmenten ganz ähnliche Verhältnisse wie bei vielen Crustaceen, nämlich große blattartige Coxen mit dem als Paramerum oder Ovipositor fungierenden „Innenast“ und dem Stylus als „Außenast“

Fig. 53, 54). Die „Styli" sind auch sonst vielfach erhalten geblieben, so daß anzunehmen ist, daß die Pleopodien bei den Ahnenformen der Insekten spaltfüßig gewesen sind.

Nach der vorstehenden Darstellung besitzt das althergebrachte Schema des aus einem 2- oder 3-gliedrigen Schaft und zwei einander äquivalenten Aesten bestehenden Crustaceen-Spaltfußes keine allgemeine Gültigkeit. Insbesondere ist zu beachten, daß die Gelenkbildung der „Schaftglieder" des Spaltfußes in der Regel auch an den zweifellos einseitig spezialisierten Pleopodien in vollkommener Uebereinstimmung mit der Gliederung der reicher gegliederten Thoracopodien erhalten bleibt. Wir haben gesehen, daß die Pleopodien der Macruren einen von der Coxa (nach Giesbrechts irriger Annahme von Coxale und Basale) gebildeten Schaft besitzen, daß dagegen der Schaft der Maxillarfüße derselben Tiere Subcoxa, Coxa und Trochanter (oder dessen 1. Glied), also Procoxale, Coxale und Basale der Krebsforscher umfaßt, daß mit anderen Worten der Außenast im ersten Falle von der Coxa, im zweiten vom Trochantergrunde abgeht.

Vergleichen wir nun nochmals die Phyllopoden als altertümlichsten mit den Malacostraken als höchsten Crustaceentypus, so ist Folgendes hervorzuheben: In beiden Gruppen ist der Außenast an mehrgliedrigen Beinen ein Trochanteranhang; sowohl bei den Phyllopoden wie an den Thoracopodien der Malacostraken ist der Außenast vom „Innenast" der Beine wesentlich verschieden. Da nun einmal die „Blattbeine" der Phyllopoden und die „Stabbeine" der Malacostraken und anderer Krebse unmittelbar auf den gleichen Urtypus zurückzuführen (vgl. auch das Abs. 2, S. 33 Gesagte), dagegen die Pleopodien der Malacostraken und mancher Entomostraken (z. B. der Copepoden) wohl von demselben Schema abzuleiten sind, aber nicht selbst als Urtypus gelten können, ergibt sich, daß der „Außenast" der Krebsbeine kein Aequivalent des „Innenastes", sondern primär ein Anhang des letzteren ist (Börner 1903, Thiele 1905).

Trotz dieser Aenderung in der Auffassung des Crustaceenspaltfußes bleibt er ein wesentliches und uraltes, auch in den Schwestergruppen der Crustaceen (Limuliden, Hexapoden) nicht ganz unterdrücktes Crustaceenmerkmal.

Bei einem Vergleich der Spaltfüße der Krebse mit den ebenfalls zweiteiligen Parapodien der Anneliden haben wir zu berücksichtigen, daß die am Grunde der Parapodien wirkenden dorsalen und ventralen Muskelbündel (Fig. 1) weitgehend mit den die Coxa und Subcoxa der Arthropodenbeine bewegenden Muskeln übereinstimmen. Das Anneliden-Parapodium mitsamt seinen beiden Teilhälften muß folglich der ganzen Arthropodenextremität entsprechen, während der dorsal gelegene „Außenast" der Krebsbeine sein Aequivalent nur im dorsalen „Cirrus" der Chätopoden-Parapodien finden kann (Thiele 1905).

II. Ueber nicht-lokomotorische oder abweichend gegliederte Extremitäten.

Eine Fülle von Einzelheiten über atypisch gegliederte Extremitäten ist in den die verschiedenen Arthropodenklassen behandelnden Kapiteln dieses Bandes bereits zur Darstellung gebracht worden.

Hier genügt es deshalb an der Hand einiger weniger Beispiele zu zeigen, inwieweit in der Gliederung dieser abgeleiteten Gliedmaßen eine Parallele zu den Lokomotionsbeinen nachzuweisen ist.

a) Antennen und Cheliceren.

Wir haben bei den Crustaceen bekanntlich zwischen der 1. Antenne oder Antennula und der 2. Antenne zu unterscheiden, während die Tracheaten nur eine Antenne und die Cheliceraten nur eine Chelicere besitzen.

Die 2. Antenne der Crustaceen läßt in der Gliederung noch soviel Aehnlichkeit mit den Lokomotionsbeinen erkennen, daß es gelingen wird, nähere Vergleiche durchzuführen. Im Hinblick auf ihre primäre, bei vielen Entomostraken dauernd beibehaltene Ruderfunktion war dies auch zu erwarten, obwohl die Aufgabe im einzelnen noch nicht als gelöst gelten kann (man vgl. S. 39 u. f.). Hier mag der Hinweis genügen, daß bei den Macruren die eingliedrige Coxa und beide Trochanterglieder nebst dem trochanteralen Exopodit der Thoracopodien, bei den Amphipoden (Gammarus) die zweigliedrige Coxa und der ungeteilte Trochanter der Brustbeine nachweisbar sind.

Die Gliederung der 1. Antenne der Crustaceen und der einzigen der Tracheaten ist dagegen weitgehend modifiziert, so daß wenig Aussicht auf eine Homologisierung ihrer Glieder mit denen der Lokomotionsbeine zu bestehen scheint (vgl. S. 36—39, 423). Im Gegensatz zur 2. Antenne, bei der die Coxalglieder in der Regel nur klein sind, pflegt das als Coxale zu deutende primäre Grundglied der 1. Antenne besonders kräftig entwickelt zu sein.

Vergleichen wir jetzt die ursprünglicheren Chelicerenformen mit den zugehörigen prosomalen Extremitäten, so ist die Uebereinstimmung in der Gliederung fast noch größer als bei der 2. Antenne der Crustaceen. Bei Limulus lassen sich beispielsweise die drei freien Chelicerenglieder als Trochanterofemur, Tibiotarsale und Telotarsus, getrennt durch Knie- und Scherengelenk, leicht nachweisen (Börner 1903).

Die an der 2. Antenne der Crustaceen zu beobachtende Reduktion der Coxalia ist an den Cheliceren der Cheliceraten fortgeführt (Limulus besitzt noch einen Coxalrest der Chelicere) oder vollendet worden, bei vielen Arachniden scheint auch noch das Trochanterofemur mit dem Rumpf verschmolzen zu sein.

b) Gnathopodien.

Die Mundwerkzeuge der Krebse, Tausendfüßler und Insekten sind von jeher ein beliebtes Objekt vergleichender Studien gewesen. Als umgewandelte Gliedmaßen sind sie seit langem erkannt, auch daß die Kauplatten Innenfortsätze (Endite oder Coxopodite) der einzelnen Beinglieder, insbesondere der Hüftglieder, vorstellen, gilt seit Jahrzehnten als feststehend.

Bei Merostomen und Arachniden wirken einfache Innenfortsätze der eingliedrigen Coxen als Kauladen, während die Endabschnitte der Beine ihre lokomotorische oder prehensorische Funktion beibehalten haben oder in Taster umgewandelt sind. Irgendwie erhebliche Modi-

fikationen sind an den Gnathopodien der Cheliceraten, als welche die Extremitäten aller 5 (Limulus) oder des ersten bis dritten (Arachniden) postoralen Gliedmaßenpaares fungieren können, nicht zu verzeichnen.

Bei den Antennaten haben dahingegen die Gnathopodien ihren lokomotorischen Charakter meist ganz aufgegeben und als echte Mundwerkzeuge mehr oder weniger starke Umwandlungen erlitten. Wir begnügen uns hier damit, an der Hand einiger Beispiele eine Homologisierung der verschiedenen Abschnitte zu begründen.

1. Die Mandibel.

Die Mandibelextremität tritt nur noch selten in der Gestalt eines normalen Stab- oder Spaltbeines auf. In den Fig. 85 und 89, S. 42 sind solche altertümlichen Mandibelfüße dargestellt. In Uebereinstimmung mit der dort gegebenen Gliederbezeichnung ist das erste Glied die eigentliche Coxa, das zweite der den Exopodit tragende Trochanter (Basale), an den sich ein dreigliedriger Endopodit anschließt, dessen Glieder vielleicht Femur, Tibia und Tarsus vorstellen. Interessanterweise tragen beim Cirripedien-Nauplius nicht nur das Coxale, sondern auch die beiden folgenden Glieder zahnartige Kaufortsätze.

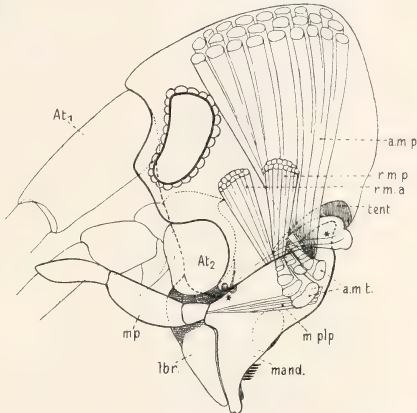


Fig. 31. **Gammarus.** Mandibel der linken Kopfhälfte in situ. *At* Antenne, *lbr* Labrum, *mp* Mandibularpalpus, *tent* Tentorium, *mand* Mandibelcoxa. ** geben die Lage der Angelpunkte des Mandibelgelenkes an. Weitere Bezeichnungen siehe hinten.

In den meisten übrigen Fällen ist das Coxalglied auf Kosten der anderen Beinglieder zur eigentlichen Mandibel vergrößert worden. Der Exopodit verschwindet zunächst. Auch der sogenannte Palpus, der noch beim Flußkrebs aus den drei typisch gebauten Gliedern Trochanter, Femur und Tibiotarsus mit Trochantersyndesis und Kniegelenk besteht, ist schon bei vielen Crustaceen und bei allen Tracheaten verloren gegangen (Fig. 31—33). Das Gelenk, das die Mandibel mit dem Körper bildet, ist bei den Krebsen, Diplopoden, Chilopoden, Apterygoten und Archipterygoten (Ephemeriden) in allen ursprünglichen Fällen das typische Rumpfgelenk. Die Subcoxa ist nur bei den Diplopoden cardoartig abgegliedert, in allen übrigen Fällen ist sie mit der Kopfkapsel verschmolzen zu denken. Die Entfernung der Kauladenspitze vom medianen Condylus ist erheblich kürzer als die vom lateralen Condylus.

Bei den Insekten ist durch Verkürzung der lateralen (oder hinteren) Mandibelkante und Verlagerung des lateralen Condylus eine andere Beißmandibelform entstanden, die man als orthopteroide Mandibel der thysanuroiden der Apterygoten und Ephemeriden gegenübergestellt hat (Börner 1909).

Das mandibulare Coxale ist bei allen Antennaten (wie auch bei den Cheliceraten) eingliedrig. Die Kauladen desselben können sehr verschiedene Differenzierungen aufweisen, die aber mit einer Gliederung in zwei Coxalia nichts zu tun haben. Die Mandibelextremität

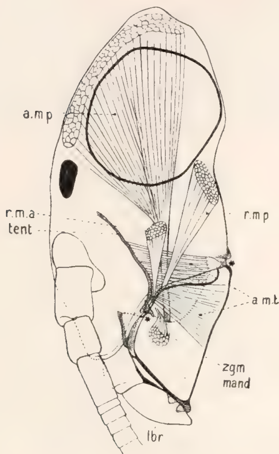


Fig. 32.

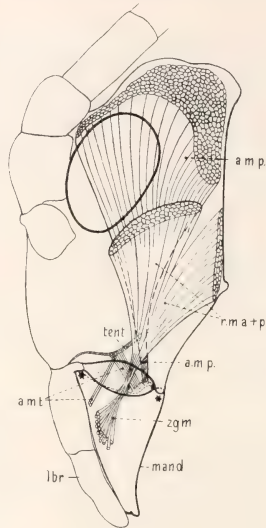


Fig. 33.

Fig. 32. **Cloeon** (Ephemeride). Dasselbe wie in Fig. 31. *zgm* Muskel, der aus dem Mandibelkörper an die Basis des Zungenkomplexes zieht.

Fig. 33. **Locusta.** Dasselbe wie in Fig. 31.

dürfte demnach an der coxalen Gliederung der Maxillen niemals teilgenommen und ihre Eigenart als Mandibel erworben haben, noch ehe die nächsthinteren Gliedmaßen in den Dienst der Nahrungsaufnahme gestellt waren.

2. Die drei postmandibularen Gnathopodien oder Maxillen.

Den Schlüssel zum Verständnis des Maxillenbaues liefern die Thoracopodien der Thoracostraken und Arthrostraken (Hansen 1893, Börner 1903).

In Analogie zur Mandibel können wir voraussetzen, daß es die Basalglieder der Gnathopoden sind, aus denen die eigentlichen Maxillarteile hervorgegangen sind.

Das hinterste Paar Gnathopodien, die bei den Krebsen in der Regel als vorderste Thoracopodien, bei den Chilopoden als Giftfüße, bei den Insekten als Labium bezeichnet werden, nimmt unter den Mundgliedmaßen eine Sonderstellung ein.

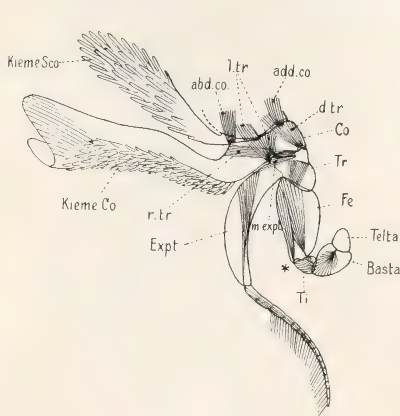


Fig. 34.

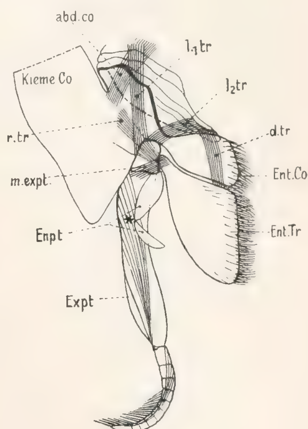


Fig. 35.

Fig. 34—36. **Gnathopodien von Astacus**: 34 zweiter Maxillarfuß, 35 erster Maxillarfuß (= Labium), 36 zweite Maxille, alle drei von vorn gesehen. In Fig. 35 ist die Kieme nicht vollständig gezeichnet. Die Homologie der Muskeln ergibt sich aus den beigegebenen Bezeichnungen. Der vom Levator in der Vorderansicht überlagerte Remotor trochanteris (*r.tr*) besteht am 1. Maxillarfuß (Fig. 35) aus einer in die Coxa zurückreichenden hinteren und einer vorderen, an den Hinterrand des Exopoditträgers gehenden Fasergruppe; an den beiden anderen dargestellten Extremitäten scheint nur der erstgenannte Muskel vorzukommen. In Fig. 36 sind die am Exopoditträger (*Expt.Ba*) und an der Subcoxa resp. dem basalen Schnürstück des Coxale (*Sco an Coba?*) wirkenden, größtenteils mit dem Tentorium verbundenen Muskeln weder schraffiert noch bezeichnet. In Fig. 36 entsprechen die Muskeln $m_{1-3}l.i.$ den gleichbenannten Muskeln der Figuren 41 und 42.

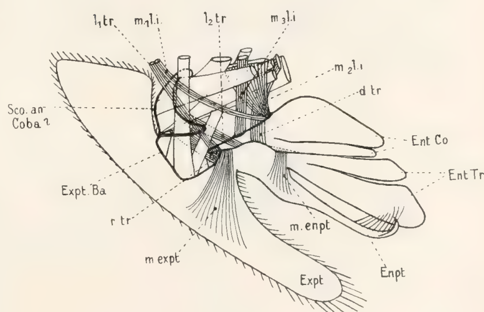


Fig. 36.

Wo ein Kopf vom Rumpfe abgegliedert ist, pflegt dies Beinpaar den hinteren Abschluß der Mundteile zu bilden[1]). Seine Gliederung

1) Bei den Diplopoden sind die Extremitäten des Labialsegmentes bekanntlich rückgebildet.

zeigt bald weitgehende Uebereinstimmung mit derjenigen der mehrgliedrigen Lokomotionsbeine (Chilopoden, viele Arthrostraken), bald

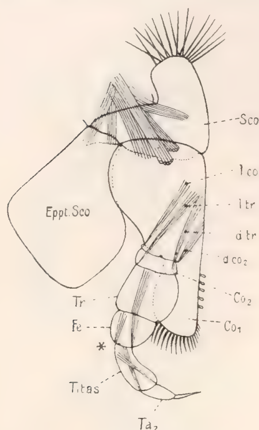


Fig. 37.

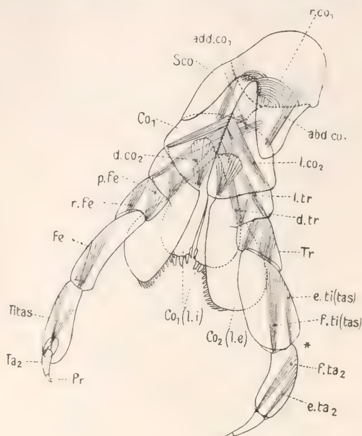


Fig. 38.

Fig. 37. **Labium** (1. Maxillarfuß) **von Asellus,** Hinteransicht. Die das 1. Coxale bewegenden Muskeln sind nicht bezeichnet. Die mit Lade versehene Subcoxa ist nicht mit jener der anderen Körperseite zum Mentum verschmolzen; das 2. Coxale ist ladenlos.

Fig. 38. **Labium von Gammarus,** Hinteransicht. Die ladenlosen Subcoxen sind zum „Mentum" verschmolzen, die 1. Coxalia liegen eng aneinander; beide Coxalia sind ladentragend.

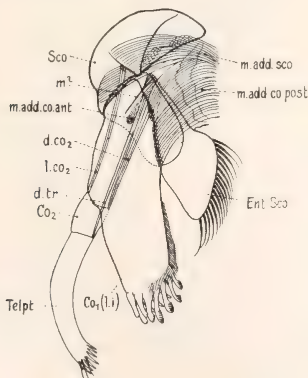


Fig. 39.

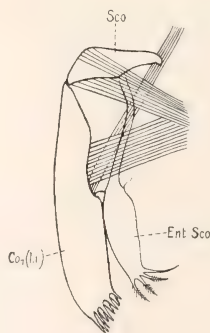


Fig. 40.

Fig. 39. **1. Maxille von Gammarus,** Hinteransicht. Das 2. Coxale ist ladenlos. *m?* Muskel unbekannter Bedeutung.

Fig. 40. **1. Maxille von Asellus.** Man beachte die ähnliche Lage der am Tentorium befestigten Adductores coxae.

eine mehr oder weniger weitgehende Rückbildung des endwärtigen Beinabschnittes zugunsten der basalen Glieder. Im Gegensatz zu den beiden vorderen Maxillen, die fast[1]) stets voneinander (durch sternale Skeletteile) getrennt bleiben, sind die Basalglieder des dritten Maxillenpaares bei Malacostraken, insbesondere den Arthrostraken, sowie bei den Symphylen und Opisthogoneaten in der Bauchmitte zur Bildung einer Unterlippe (des Labiums) zusammengerückt oder gar mit einzelnen, selten mit allen Gliedern (Rhynchota) untereinander verschmolzen. Die Kauladen gehören bei den Arthrostraken und Opisthogoneaten zum ein- oder zweigliedrigen Coxale (Fig. 37, 38, 43—45), bei den Decapoden zum Coxale und Trochantergliede (Fig. 35), selten

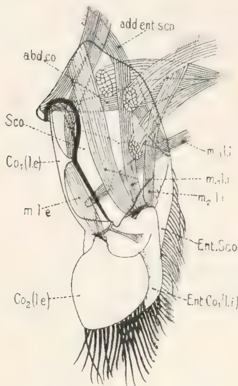


Fig. 41.

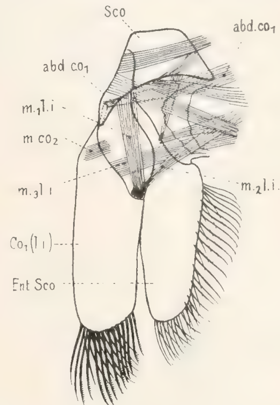


Fig. 42.

Fig. 41. **2. Maxille von Asellus,** Hinteransicht. Die Subcoxa ist hinterseits mächtig entwickelt und bildet dort am Ende ein Gelenk mit dem 1. Coxale, dessen Chitinspange an der Außenkante der Maxille ($Co_1 = l.i.$) basalwärts sehr verlängert ist; diese letztere ist dem „Stipes" der Hexapodenmaxille zu vergleichen. Die subcoxalen Adductores tentorii sind nicht bezeichnet. — Statt $Co_1(l.e)$ lies $Co_1(l.i)$.

Fig. 42. **2. Maxille von Gammarus,** Hinteransicht. Trotz der äußeren Aehnlichkeit mit Fig. 40 ist die Muskelversorgung sehr abweichend und in ziemlicher Uebereinstimmung mit Fig. 41. Ein 2. Coxalglied fehlt. $m.co_2$ ist gleichbedeutend mit *m.l.e.* der Figur 41.

sind außer den coxalen noch subcoxale Endite ausgebildet (Fig. 37). Die Natur der Maxillenglieder ergibt sich aus einem, Gelenkbildung und Muskulatur berücksichtigenden Vergleich mit den Gliedern der Maxillarfüße und Thoracopodien. Das Fehlen subcoxaler Kauladen bei den Decapoden steht im Einklang mit der pleurenartigen Spezialisierung der Decapodensubcoxa, während bei den Arthrostraken die Subcoxa ihre mehr gliedartige Beschaffenheit als ringsgeschlossener Sockel auch an den Gnathopodien beibehalten hat. Bei den Insekten dürfte die Subcoxa der an der Basis verschmolzenen Labiopoden im „Mentum" (Fig. 45) zu erblicken sein, das nur selten in Form

1) Mit Ausnahme der Chilopoden.

eines ringsgeschlossenen Gliedpaares (bei den Odonaten, Fig. 44) auftritt.

Von den beiden vorderen Maxillenpaaren hat bei den Opisthogoneaten häufiger das hintere, bei den Krebsen das vordere Paar eine mit derjenigen der Laufbeine mehr übereinstimmende Gliederung beibehalten.

Die 2. Maxille der Scolopender besteht aus einem großen Hüftgliede, Trochanterofemur, Tibia, Miotarsus und Klauenglied: die Coxa entbehrt der Kauladen, wie denn überhaupt die ganze Extremität die wesentlichen Charaktere eines Chilopodenlaufbeines zur Schau trägt. Bei Machilis, Lepisma und den meisten Pterygoten mit beißenden Mundteilen sind die Glieder des Maxillartasters mit den auf die Hüfte folgenden Gliedern der Laufbeine zu identifizieren, nur vermissen wir das Klauenglied und bemerken vielfach eine abweichende Sekundärteilung einzelner Glieder (Fig. 46, 47). Der die „Laden“ tragende Stipes und der Cardo sind unzweideutig als Coxa und Subcoxa der Laufbeine nachzuweisen. Auch bei niederen Krebsen scheint der Maxillartaster (d. h. der sogenannte Endopodit der Maxille) wiederholt mehrgliedrig geblieben zu sein (vgl. die Figuren auf S. 45). Sonst pflegt derselbe aber zugunsten der Kauladen der basalen Maxillarglieder mehr oder weniger vereinfacht oder gar atrophiert worden zu sein.

Die Homologisierung der einzelnen Kauladenteile und ihre Zurechnung zu den verschiedenen Basalgliedern der Laufbeine bietet bei sorgfältiger Berücksichtigung aller Vergleichsmomente keine nennenswerten Schwierigkeiten, doch besteht zwischen der im Crustaceen- und Hexapodenkapitel dieses Bandes einerseits und der hier gegebenen Darstellung andererseits leider nicht die wünschenswerte Uebereinstimmung.

Wie an den Laufbeinen der Krebse können auch an den beiden vorderen Maxillen die hier als Kauladen differenzierten Endite zur Subcoxa, zur Coxa oder zum Trochanter gehören. Am meisten konstant ist das Endit des 1. oder einzigen Coxalgliedes, während das subcoxale Endit mit Sicherheit nur für die Arthrostraken, das trochanterale für die Decapoden nachgewiesen ist. Als Beispiel mögen folgende Maxillenformen dienen.

Die 1. Maxille der Isopoden (G a m m a r u s) ist viergliedrig (Fig. 39) und besitzt 2 Kauladen. Das Basalglied der Maxille ist eine breite ringsgeschlossene Subcoxa, mit der die innere Kaulade verbunden ist. Das 2. Glied ist ein typisches, mit Kaufortsatz versehenes 1. Coxale, das 3. Glied (man beachte die Muskulatur; an Laufbeinen und Labiopoden wird nur das Intercoxalgelenk von Muskeln überbrückt!) ein enditfreies 2. Coxale, das Endglied der Palpus oder Endopodit. Die Muskeln, die das 1. Coxale bewegen, überbrücken wie an den Laufbeinen die Subcoxa und sind am Tentorium befestigt.

Die 2. Maxille der Aselliden ist dreigliedrig (nicht viergliedrig, wie in Fig. 132 S. 45 dargestellt). Das Grundglied ist wieder eine große, mit Endit versehene Subcoxa und die beiden folgenden Glieder sind die beiden Coxalia: ein Palpus fehlt. Am Grunde der Lade des 2. Gliedes ist (medianwärts) ein kräftiger Flexormuskel befestigt, dessen Fasern teils ($m_1 l.i.$) von der Subcoxa, teils ($m_2 l.i.$) vom Tentorium ausgehen: das 3. Glied bewegt ein außenseitlich an seinem Grunde befestigter Muskel (Fig. 41, *m.l.e*).

Die 2. Maxille der Gammariden (Fig. 42) hat außer dem Palpus auch noch das 2. Coxalglied verloren, auf dessen einstiges Vorhandensein der Rest des Muskels $m.co_2$ hinweist.

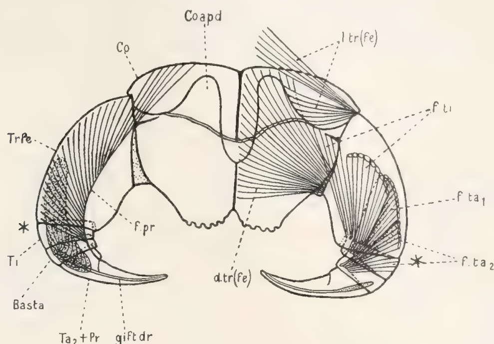


Fig. 43.

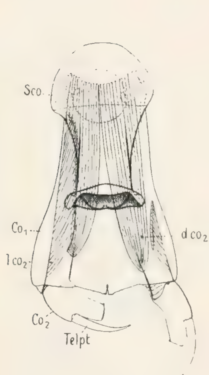


Fig. 44.

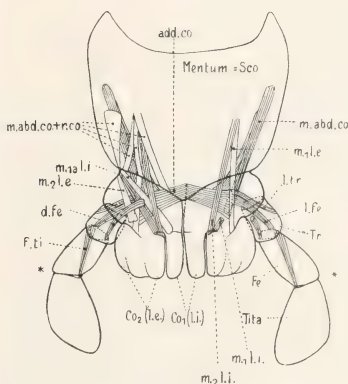


Fig. 45.

Fig. 43. **Giftfüße (Labium) von Lithobius,** Vorderansicht, ohne Subcoxa. Linksseitig sind nur die Krallenflexorfasern, rechtsseitig die anderen Gliedmuskeln dargestellt. *Co.apd* Apodem der vorderen Coxalwand, *giftdr* Ausflußkanal der Giftdrüse.

Fig. 44. **Labium von Agrion,** Vorderansicht, Mentum (Subcoxen) eingeschlagen.

Fig. 45. **Labium von Machilis,** Hinteransicht. In der rechten Bildhälfte sind mehrere oberflächlich gelegene Muskeln entfernt gedacht, so ein Teil der Abductores und Rotatores coxae, je ein Muskel von Innen- und Außenlade der Coxen ($m_2 l.e$ und $m_1 a l.i$), der coxale Strang des Flexors der Außenlade ($m_1 l.i$) und der Depressor femoris. Levator trochanteris und femoris, ein Strang des Abductor coxae (zu dem rechts die Bezeichnung *m.abd.co* führt) und Adductor coxae berühren sich mit ihren Wurzeln an einer gemeinsamen Sehnenplatte. Den fehlenden Depressor trochanteris ersetzt der in den Hüftkörper hineinreichende Depressor femoris. Die medianen ($m_1 l.i.$, $m_2 l.i.$) und lateralen ($m_2 l.e.$, $m_1 l.e$) Muskeln der Außenlade sind zweiteilig.

Im Gegensatz zu den Arthrostraken, und wahrscheinlich auch zu manchen anderen Thoracostraken, vermissen wir an den Maxillen der Decapoden subcoxale Kauladen (es sei denn, daß sich die innere Kaulade der 1. Maxille auch bei ihnen als subcoxaler Abkunft nachweisen ließe). Die an den Maxillarfüßen pleurale Subcoxa scheint an den beiden Maxillen cardoartig gebaut zu sein und ist in typischer Weise durch Muskeln mit dem Tentorium verbunden [1]).

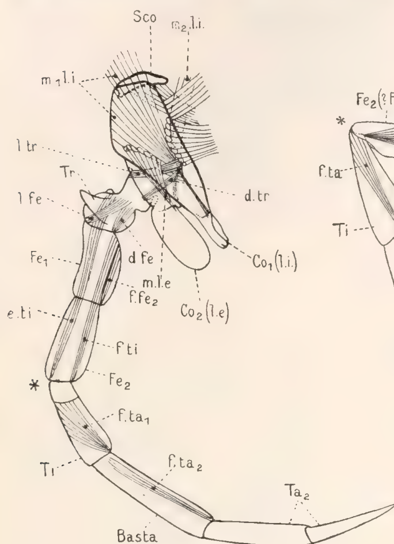


Fig. 46.

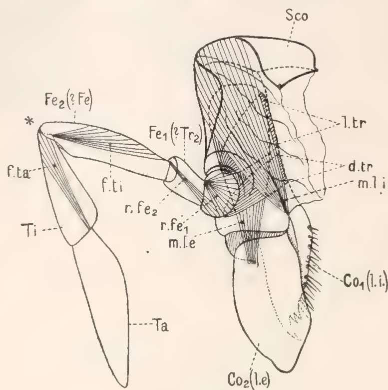


Fig. 47.

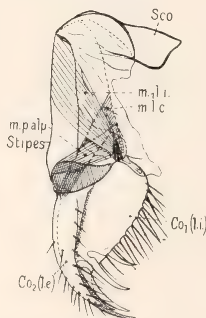


Fig. 48.

Fig. 46. **Maxille von Machilis**, Hinteransicht. Die tentorialen Subcoxal- und Coxalmuskeln sind nicht bezeichnet. Einige Fasern des $m_1 l.i$ gehen an die Seitenwand der Schädelkapsel.

Fig. 47. **Maxille von Phyllodromia**, Vorderansicht. Die tentorialen Adduktormuskeln sind nicht gezeichnet. Ob die beiden ersten Palpusglieder zwei Trochantere oder Trochanter und 1. Femorale sind, ist noch unentschieden.

Fig. 48. **Maxille von Agrion**, Vorderansicht. Es fehlt ein Palpus, für dessen ehemaliges Vorhandensein der *m.palp* spricht.

Vergleicht man des weiteren die gegenseitige Verbindung der Kauladen, des Palpus und des Exopodits der Maxillarfüße, mit derjenigen der Maxillen, insbesondere der 2. Maxille (Fig. 34—36), so muß die

1) Es bleibt indessen zu prüfen, ob das cardoähnliche Glied nicht etwa dem coxalen Schnürstück der Pleopodien vergleichbar ist (siehe Fig. 51), die eigentliche Subcoxa folglich auch an den Maxillen der Decapoden in den Pleuren des Vorderkopfes zu suchen ist.

innere Kaulade als Anhang des Coxale, die äußere als Trochanteranhang interpretiert werden. Diese Deutung stimmt mit der im Crustaceenkapitel vertretenen überein.

Bei den Thysanuren und Orthopteren finden wir alle typischen Maxillarteile: mehrgliedrigen Palpus, eine mit zwei Laden versehene Coxa (den sogenannten Stipes) und eine ladenlose Subcoxa. Der Flexor der Innenlade ($m_{1\ u.\ 2}$ *l.i*) zeigt dieselbe Lagerung wie der Flexor des 1. Coxale der 2. Asellidenmaxille, und die gleiche Uebereinstimmung besteht zwischen dem Muskel der Außenlade der Insekten- und des 2. Coxale der 2. Asellidenmaxille (Fig. 46, 47, *m.l.e*). An der Odonatenmaxille (Fig. 48) vermissen wir genau wie bei den Aselliden einen Palpus, dessen ehemaliges Vorhandensein nur aus dem Rest eines Palpusmuskels (*m.palp*) zu erschließen ist. Umgekehrt besitzt die Ephemeridenmaxille einen Palpus, entbehrt aber der Außenlade, deren Träger mit dem „Stipes“ verschmolzen zu denken ist.

Es würde zu weit führen, hier noch weitere Maxillenformen zu besprechen, da die mannigfachen Anpassungen an besondere Zwecke der Nahrungsaufnahme vielfach tiefgreifende Abänderungen im Maxillenbau herbeigeführt haben, deren Erklärung teilweise noch neue Studien erheischt.

Das wichtigste Resultat unseres Vergleiches ist die Homologisierung der Innen- und Außenlade der Insektenmaxillen mit den Enditen des 1. und 2. Coxale der Arthrostrakenbeine und der Nachweis, daß die bei den Arthrostraken weit verbreitete subcoxale Maxillarlade bei vielen Thoracostraken (z. B. Decapoden) und bei den Tracheaten fehlt. Denken wir uns eine hypothetische Krebsmaxille mit der größtmöglichen Enditzahl und zugleich im Besitze des Exopodits und zweier Epipodite, so ergibt sich bei einem Vergleich dieser Maxille mit einer altertümlichen Insektenmaxille das Schema Fig. 50, das hier als berichtigende Ergänzung zum Schema S. 425 noch aufgenommen werden mußte.

Uns interessiert in diesem Zusammenhange jetzt noch die Frage, ob sich auf Grund des Maxillenbaues die Kopfsegmentierung der Antennaten klären läßt.

Bekanntlich stehen sich heute noch wie schon vor Jahrzehnten zwei Auffassungen gegenüber, die die Kopfsegmente der Antennaten in verschiedener Weise identifizieren. Nach der einen Ansicht besitzen die Tracheaten ein Maxillenpaar weniger als die Branchiaten, nach der anderen Deutung, die in Hansen (1893 b) ihren ersten modernen Verteidiger gefunden hat, ist die Zahl der Maxillenpaare bei Krebsen und Insekten die gleiche, das Labium der Insekten oder das Giftfußpaar der Chilopoden folglich dem 1. Thoracopod der Krebse homolog. Nach Hansen sind die sog. „Paraglossen“ der Insekten, die bei Machiliden, Collembolen, Dipluren und Ephemeriden als selbständiges, wenn auch reduziertes Extremitätenpaar erscheinen, dem 1. Maxillenpaar der Crustaceen gleichwertig, die Maxille der Insekten folglich das Homologon der 2. Crustaceenmaxille. Nach Folsom (1900) läßt sich embryologisch bei Collembolen sogar noch das Ganglion des Paraglossensegmentes nachweisen, und Carpenter (1903) deutet an den Paraglossen von Machilis Innen- und Außen-

lade. sowie ein Palpusrudiment, möglicherweise ist auch noch eine cardoartige Subcoxa erkennbar geblieben (vgl. Fig. 49)[1]).

Strukturell besteht die größte Uebereinstimmung zwischen der Maxille der Insekten und der 2. Maxille der Kruster, insbesondere der Arthrostraken (vgl. nochmals die Fig. 38, 41, 46, 47), sowie zwischen dem Insektenlabium und dem ebenfalls als Labium fungierenden 1. Thoracopodpaar derselben Krebse. Mit der Umwandlung der 1. Krebsmaxille in die Paraglossa der niederen Insekten ist der bei manchen Krebsen erreichte Grad der Spezialisierung kaum überschritten worden. Erst bei den Pterygoten ist die fast völlige Unterdrückung der Paraglossen

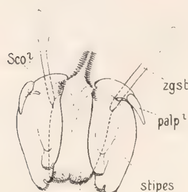


Fig. 49.

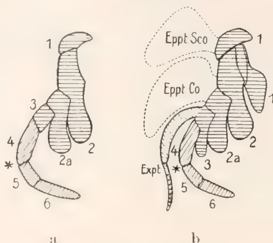


Fig. 50.

Fig. 49. **Maxillulae von Machilis**, Aufsichtsbild, samt der von ihnen überlagerten Zunge (*zg* Lingua, Glossa). *zgst* sogenannte Zungenstäbchen, d. i. Sternalspangen des Maxillarsegmentes.

Fig. 50. **Schema** zur Veranschaulichung der Homologien zwischen den Maxillarteilen der Malacostraken (b) und Hexapoden (a); bei den letzteren fehlen alle Außenanhänge der Krebsmaxille, von Kauladen (Enditen) kommen nur diejenigen der beiden Coxalia vor. Bei den Krebsen ist das Vorkommen von 4 Kauladen am Protopodit hypothetisch. Protopodit, Endopodit der Krebsforscher, Exopodit, Epipodialanhänge. *1* Subcoxa, *2* Coxalia, *3* Trochanter, *4* Femur, *5* Tibia, *6* Tarsus.

vollendet und anscheinend auch bei der Embryonalentwicklung im epigenetischen Sinne durchgeführt worden.

Die eigenartige Verlagerung der Paraglossen oder 1. Maxillen (Maxillulen, Superlinguae) der Insekten vor den Hypopharynx ist bei den Chilopoden nicht eingetreten. Bei ihnen folgen auf die Mandibeln in normaler Reihenfolge zwei Maxillenpaare und die Giftfüße, deren Homologie mit den drei postmandibularen Extremitätenpaaren der Krebse unumstritten ist.

Ungeklärt war bis heute noch die Deutung des sog. Gnathochilariums der Progoneaten geblieben. Früher nahm man an, daß in ihm Maxille und Labium der Insekten verschmolzen seien, neuere Forschungen (Heymons 1897, Silvestri 1903) haben aber

1) Beiläufig sei hier erwähnt, daß die mit dem Hypopharynx verbundenen sogenannten **„Zungenstäbchen"** offenbar nicht die reduzierten Cardines der Maxillulen vorstellen, wie Börner es 1905 b zu deduzieren versucht hat, sondern daß es sich bei ihnen um Reste der Sternalspangen des Maxillarsegmentes handeln dürfte. Sie sind übrigens nicht, wie es in Fig. 19 S. 441 durch Bugnion geschehen ist, mit dem Tentorium, einem inneren Chitinskelett des Kopfes, zu verwechseln.

ergeben, daß das labiale Segment bei den Diplopoden beinlos und nur bei den Symphylen (Scolopendrella) im Besitz eines Labiums geblieben ist (Carpenter u. Hansen 1903). Da es nun feststeht, daß die altertümlicheren Insekten sowohl die erste wie die zweite Crustaceen- und Chilopodenmaxille besitzen, blieb es zu prüfen, ob im Gnathochilarium nicht etwa diese beiden eigentlichen Maxillen enthalten seien (Carpenter 1903). Vergleichen wir daraufhin das Gnathochilarium der Diplopoden mit dem Maxillar- und Zungenkomplex der Symphylen und niederen Hexapoden, so wird die Identität beider Organgruppen zur Gewißheit. Der mittlere Teil des Gnathochilariums entspricht demnach dem Hypopharynx (Lingua), der schon bei den Krebsen zweilappig ist und mit zwei tasterähnlichen Anhängen versehen sein kann; ihn überlagern die den Paraglossen der Insekten homologen inneren Faltenbildungen, während die Seitenteile mit ihren beiden tasterartigen Laden den ganz entsprechend gelagerten Maxillen der Insekten gleichwertig sind (vgl. Fig. 4 S. 379). Bemerkt sei nur noch, daß sich die Progoneaten nach diesen Feststellungen in der Mundbildung weit enger an die Insekten und damit auch an die Krebse anschließen als die Chilopoden.

c) Pleopodien.

Die Rumpfextremitäten sind bei den Arthropoden entweder von ziemlich gleicher Bauart (Phyllopoden, Progoneaten, Chilopoden) oder in den verschiedenen Regionen des Körpers verschiedenen Funktionen angepaßt und dementsprechend auch verschieden gestaltet.

Unter Hinweis auf die in den vorhergehenden Kapiteln dieses Bandes mitgeteilten Einzelheiten genügt es hier hervorzuheben, daß die armgliedrigen Extremitäten des Hinterleibes, d. h. die Pleopodien, ihre eigenartige Gestalt in der Regel einer Verkümmerung des Telopodit-Abschnittes verdanken, dessen normale Gliederung die Beine des Vorderleibes zeigen. Wie bei den Gnathopodien ist das Hauptglied der Pleopodien die Coxa, die bei den Krebsen, den Limuliden und den niederen Insekten als Träger der Spaltfußäste zu dienen hat. Die Subcoxa dürfte, sofern sie nicht überhaupt fehlt, wie bei den Cheliceraten, wohl bereits überall mit dem Rumpfe verschmolzen sein, denn ein Subcoxa-ähnliches Schnürstück an der Basis der Coxa (Fig. 51) vieler Krebspleopoden kann der Muskelversorgung wegen (es inserieren an ihm die weiter oben beschriebenen Coxalmuskeln, während es mit der Coxa durch eigentümliche, rückläufige Muskelbündel beweglich verbunden ist) die echte Subcoxa nicht sein.

Interessanterweise ist bei spaltförmigen Pleopoden der Krebse und Insekten der Außenast vielfach kräftiger entwickelt oder reicher gegliedert als der Innenast oder Telopodit, nicht selten sogar allein erhalten geblieben oder ontogenetisch früher vorhanden als der Innenast. Beispiele aus der Klasse der Krebse sind in den Figuren S. 62 und 63 enthalten, in denen allerdings *ba* als Coxale und nicht als Basale (= Trochanter) zu gelten hat. Für die Insekten sind die Abdominalanhänge der Thysanuren oft genannte Schulbeispiele und ihre Deutung grundlegend für die Auffassung ähnlicher Anhänge der Pterygoten. Insbesondere haben die Machiliden wie im Bau der Gnathopodien auch in der Bauart der Pleopodien recht altertümliche Verhält-

nisse bewahrt. Ein Vergleich der Figuren 51—54 erspart uns die Begründung der in der Bezeichnung der einzelnen Beinabschnitte ausgesprochenen Homologien und zeigt uns die überraschenden Aehnlichkeiten, die auch hier zwischen Krebsen und Insekten bestehen. An den Pleopodien der Limuliden sind die Coxen ähnlich wie bei den niederen Insekten blattartig verbreitert und paar-

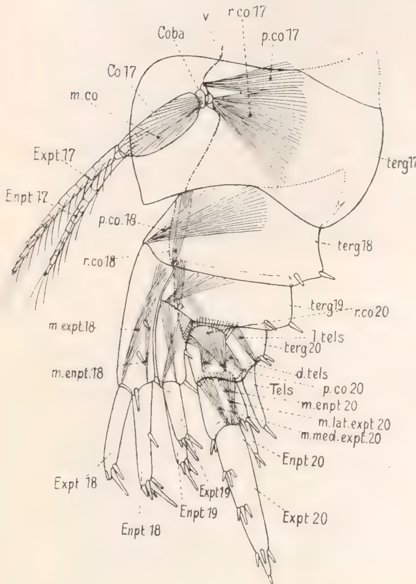


Fig. 51.

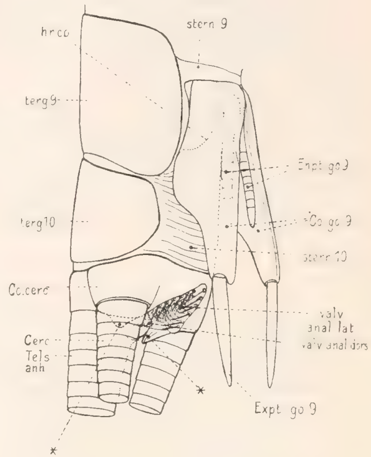


Fig. 52.

Fig. 51. **Die letzten Rumpfsegmente (17—21) von Gammarus**, Seitenansicht. *Coba* basales Schnürstück der Pleopodcoxa, *m.co* rückläufiger Coxalmuskel, die Bewegung zwischen Coxa und Coxalbasis vermittelnd. —·—·— ventrale Mittellinie der Rumpfsegmente. Zwischen den Coxalgliedern der Uropodien (Segment 20) liegen die Valvulae anales. *d.* und *l.tels* Depressor und Levator telsonis.

Fig. 52. **Hinterleibsende von Machilis** ♂, schräge Seitenansicht, die Ringe durch Quellung auseinandergezogen. Am Hinterrand der Gonopodcoxen (*Co.go 9*) liegt ein schmaler Chitinstreifen (*stern 9*), am Hinterrand der Cercopodcoxen (*Co.cerc*) ein breiter Chitinstreifen (*stern 10*). Die Cercopodcoxen sind ventral unter sich, dorsolateral mit der Basis des mittleren Schwanzanhanges (*Tels.anh.*) verwachsen, wodurch ein komplizierter Analkomplex geschaffen ist. Anzunehmen, daß das 10. Segment beinlos sei, wäre zurzeit unbegründet.

weise miteinander verwachsen; der Exopodit gleicht einem breiten Lappen, der dem Hüftkörper seitlich vom Endopodit angewachsen ist (Fig. 55)[1].

Die Extremitäten der Genitalsegmente sind häufig weitgehend umgeformt, indessen bei Krebsen, Tausendfüßlern und den niederen

1) Die auf S. 258/9 vertretene Auffassung Pococks, nach der die dem Exopodit vorgelagerten lateralen Faltenbildungen der Limulus-Blattbeine Basalabschnitte des Exopodits seien, ist vergleichend morphologisch unhaltbar.

Insekten zweifellos podialer Natur. Ob daneben auch sogenannte Gonapophysen (Heymons) vorkommen, d. h. extrapodiale Genitalanhänge, ist für manche Insekten nicht gerade unwahrscheinlich, obwohl sie den echten Gonopoden gegenüber meist erheblich zurücktreten dürften. Die sogenannten „Parameren" der Geschlechtsanhänge sind die Telopoditabschnitte oder Taster der Gonopoden (Fig. 52—57, *Enpt*), während der Penis der Chilopoden- und Thysanuren-Männchen seine Entstehung wahrscheinlich einer Verschmelzung der coxalen Endite der Gonopoden verdankt.

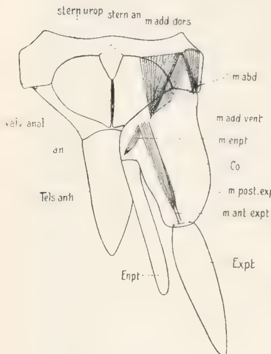


Fig. 53.

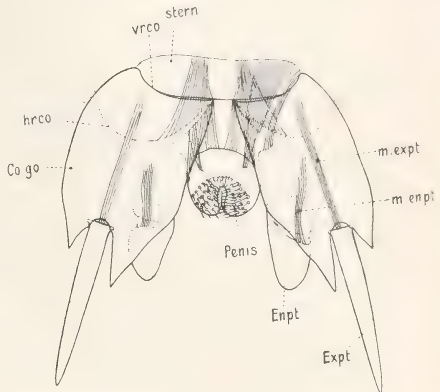


Fig. 54.

Fig. 53. **Uropod- und Analkomplex von Porcellio,** Vorderansicht. Das Uropod der linken Bildhälfte ist entfernt gedacht. *stern.urop.* Sternum des Uropodsegmentes, *stern.an.* Sternum des Analsegmentes. Es sind 4 Coxalmuskeln (*m.add.dors.* und *vent.*, sowie 2 *m.abd*) und 2 Exopoditmuskeln (*m.expt.ant.* und *post.*) vorhanden.

Fig. 54. **Gonopoden des 9. Abdominalsegmentes von Lepisma** ♂, Vorderansicht. *hrco* hinterer, *vrco* vorderer Rand der Hüftbasis. Die am Grunde des Penis (mutmaßliche verschmolzene „Endite" der Gonopodcoxen) und der Coxen wirkenden Muskeln sind nicht bezeichnet.

Zu den Pleopodien sind aller Wahrscheinlichkeit nach auch die abdominalen Segmentanhänge vieler Insektenlarven (Heymons 1896a, Börner 1909a) zu rechnen, soweit sie Anhänge der subcoxocoxalen oder sternopleuralen Segmentpartie sind, doch haben künftige Forschungen noch zu entscheiden, ob es sich dabei um epipodiale, denen vieler Krebsbeine vergleichbare Neubildungen oder um umgewandelte Styli oder Coxalteile handelt. Daß die Tracheenkiemen der Ephemeridenlarven auch neuerdings (Dürcken 1909) noch als tergale Anhänge interpretiert worden sind, sei der Vollständigkeit halber noch hinzugefügt. Bei dieser Auffassung bleiben aber die Uebereinstimmungen, die sich unter anderem in der Lagerung und Muskulatur zwischen den Abdominalanhängen und den Thorakalbeinen nachweisen lassen, unberücksichtigt und unerklärt.

Mehr oder weniger unterdrückt sind die eigentlichen Sternalplatten bei den Cheliceraten und gewissen Apterygoten, bei denen die Coxalglieder der Pleopodien in der Bauchmitte zusammengerückt, vielfach auch paarweise miteinander verschmolzen sind und dann falsche Abdominalsterna, sogenannte Urosterna, bilden, deren podiale Natur oft nur noch an dem gelegentlichen Vorhandensein coxaler Anhänge, wie Styli oder Coxalsäckchen, erkannt wird.

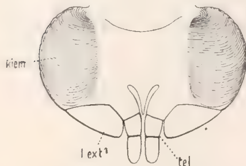


Fig. 55. **Kiemenbeinpaar von Limulus,** Rückansicht.

Die Pleopodien des prätelsonalen Körpersegmentes fallen bei den Krebsen und Insekten häufig durch abweichende oder kräftigere Entwickelung auf. Bei den Krebsen bezeichnet man sie als Uropodien, bei den Insekten als Cerci oder Analreife. Die Uropodien der Krebse sind typische Pleopodien, ihr Stammglied ist das Coxale, an dem die beiden Spaltäste artikulieren. Die Cerci der Insekten gleichen ihnen weitgehend, gehören wie jene zum gleichen prätelsonalen Segment, sind aber nur selten (Machilis, Lepisma) noch ursprünglich gebaut und in ihren Einzelheiten sicher zu deuten. Bei Machilis zeigen die Cerci genau die gleiche Lagerung wie die Styli der vorhergehenden Abdominalsegmente; wie diese sind sie einem Hüftkörper eingefügt, dessen Innenecken (? Heymons' Cercoide der Odonaten, Escherichs 11. Abdominaltergit der Lepimiden, * in Fig. 52) der Basis des mittleren Schwanzanhanges anliegen; seitlich werden sie vom 10. Abdominaltergit ähnlich überdacht, wie die Hüftglieder der Gonopoden des 9. Segmentes

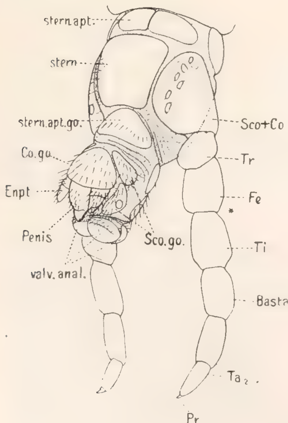


Fig. 56.

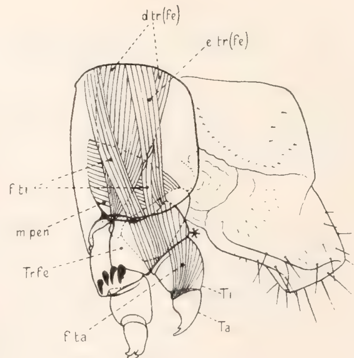


Fig. 57.

Fig. 56. **Rumpfende von Geophilus** ♂. *stern.apt* sternale Apotomplatten (Zwischensegmentplatten). Die Gonopodcoxen sind vollkommen zu einem Pseudosternum verwachsen.

Fig. 57. **Rumpfende von Lithobius** ♂, zur Demonstration der Gonopodien. *m.pen* Penismuskeln. — Statt *e.tr(fe)* lies *l.tr(fe)*.

vom 9. Abdominaltergit. Bei Machilis ist der Hüftkörper der Cercopoden an der Ansatzstelle der eigentlichen Cerci rings geschlossen; bei Lepisma ist er außenseitlich offen, so daß die Cerci mit dem Tergit verbunden und die primären Innenecken der Hüftglieder als „Cercoide" isoliert worden sind.

Die „Cerci" sind demnach die Styli der Cercopoden und diese die Uropodien der Insekten. Indessen sei hier noch erwähnt, daß HEYMONS die Coxalglieder der Cercopoden als Sternite des 11. Abdominalsegmentes und demgemäß die Cerci als Anhänge dieses 11. Segmentes, die Cercoide aber als Anhänge des 10. Segmentes aufgefaßt hat.

Die Furca der Krebse hat unter den anderen Gliedertieren kein Homologon; ihr morphologischer Wert ist noch nicht geklärt, möglicherweise handelt es sich bei ihr um telsonale Extremitätenreste.

III. Zusammenfassung.

Eine Zusammenfassung der im vorstehenden mitgeteilten Einzelheiten führt uns zunächst zu folgender Gesamtübersicht über die Beingliederung der Arthropoden, aus der zugleich die Homologien der modernen Termini entnommen werden können (vgl. BÖRNER 1902—5):

Tabelle I.

Uebersicht über die normale Beingliederung der Arthropoden.

				Crustacea (Decapoda)	Opisthogoneata	Progoneata	Pantopoda	Limulus	Arachnida
Archipodium	Basipodit		Subcoxa (= Pleuren)	Subcoxa (Pleure)	Subcoxa	Subcoxosternum	Subcoxa	—	—
			Coxa	Coxa (1—2) (Coxale)	Coxa (1—2)	Coxa (1—2)	Coxa	Coxa	Coxa
	Telopodit (= Palpus)	Mesopodit	Trochanter	Trochanter (1—2) (Basale + Ischium)	Trochanter	Trochanter	Trochanter	Trochanter	Trochanter (1—2)
			Femur	Femur (Merus)	Femur (1—2)	Femur	Femur	Femur	Femur (1—2)
		Metapodit	Tibia	Tibia (Carpus)	Tibia	Tibia	Tibia	Tibia	Patella
									Tibia II (1—5)
			Tarsus	Basitarsus (Propus)	Basitarsus	Basitarsus	Basitarsus	Basitarsus	Basitarsus (= Metatarsus)
				Telotarsus (Dactylus)	Tarsus II (1—x)	Tarsus II (1—2)	Tarsus II (1—4)	Telotarsus	Tarsus II (1—x)
					Praetarsus	Praetarsus	Praetarsus		Praetarsus

Die wichtigsten Variationen, welche die Beingliederung der Hauptklassen der Arthropoden zeigt, sind in den folgenden Tabellen übersichtlich zusammengestellt:

Tabelle II.

Uebersicht über die wichtigsten Beinformen der Crustaceen.

* bedeutet das eventuelle Vorhandensein des Exopodits, o desgl. von Kauladen.

Subcoxa	Subcoxa	Subcoxa	Subcoxa mit der Kopfkapsel verschmolzen			Subcoxosternum	Subcoxa	Pleurale (?) Subcoxa	Subcoxa o	Subcoxa	Subcoxa o	Subcoxa o	Subcoxa o
Coxa	Coxa	Coxa	Coxa o	Coxa o	Coxa o	Coxa, oft mit basalem Schnürstück *	Coxa *	Coxa o	Coxa I o	Coxa I o	Coxa I o	Coxa I o	Coxa I o
									Coxa II o	Coxa II o	Coxa II	Coxa II o	
Trochanter	Trochanter I * Trochanter II	Trochanterofemur	Trochanter	Trochanterofemur	—	Mit oder ohne Telopodit	Trochanter	Trochanter o	Trochanter	Trochanter	Telopodit	—	—
Femur	Femur		Femur				Femur	1- oder 2-gliedriger Palpus	Femur	Femur			
Tibia	Tibia	Tibia	Tibiotarsus	Tibiotarsus			Tibiotarsale		Tibiotarsale	Tibiotarsus			
Basitarsus	Basitarsus	Tarsus							Tarsus II				
Telotarsus	Telotarsus						Telotarsus		Praetarsus				
Lauf- und Scherenbeine der Brachyuren	Lauf- und Scherenbeine der Macrur., Kieferfuß 2 u. 3 der Astaciden etc.	2. Kieferfuß bei Carididen (Eucyphideen)	Mandibel bei vielen Arthrostraken u. Decapoden	Mandibel bei Peneiden u. a. m.	Mandibel bei Phyllopoden, Sympoden, Stomatopoden etc.	Typische Pleopoden der meisten Krebse	(1.) Scherenbein bei Apseudiden	2. und 3. postmandibulare Gnathopodien bei Decapoden	Normale Lauf- u. Greifbeine, bisweilen auch die Labiopoden der Arthrostraken	Labiopoden bei vielen Gammariden	1. Maxille bei vielen Amphipoden, wahrscheinlich auch bei Dichelopoden u. a.	2. Maxille bei vielen Isopoden	1. Maxille bei Isopoden und (?) Schizopoden, 2. Maxille bei Amphipoden

Tabelle III.

Uebersicht über die wichtigsten Beinformen der Cheliceraten.

* und o haben gleiche Bedeutung wie in Tabelle II.

Coxa *	Coxalrest	Coxa * o	Coxa	Coxa o	Coxa o	Coxa	Coxa	Coxa
1—2-gliedriger Telopoditanhang	Trochanterofemur	Trochanter	Trochanter	Trochanter	Trochanter	Trochanter	Trochanter	Trochanter I
								Trochanter II
		Femur	Femur	Femur	Femur (bisweilen geringelt)	Femur I	Femur I	Femur I
						Femur II	Femur II	Femur II
	Tibiotarsale	Tibia	Tibia	Tibia	Patella	Patella	Tibia	Tibia
					Tibia II (1—5)	Tibia II		
		Basitarsus	Miotarsus	Basitarsus	Basitarsus	Basitarsus	Basitarsus	Basitarsus
	Telotarsus	Telotarsus		Tarsus II (1—3)	Tarsus II (1—x)	Tarsus II (5)	Tarsus II (1–2)	Tarsus II (2)
			Praetarsus	Praetarsus	Praetarsus	Praetarsus	Praetarsus	Praetarsus
Blattförmige Rumpfbeine der Limuliden	Chelicere bei Limulus, ohne Coxalreste ferner bei Scorpionen, Palpigraden und Opilioniden	Extremität II bis VI bei Limulus, II bei Scorpionen, Chelonethen, Thelyphonen, Phrynichinen, Tarantulinen, Solifugen	Laufbeine bei einigen Chelonethen	Extremität II bei Schizonotiden, Charinus etc.; Laufbeine bei Scorpionen und manchen Chelonethen	Extremität II bis VI bei Araneen, Opilionen, Acarinen, IV—VI bei Pedipalpen, III und IV bei Cryptostemma	Extremität V und VI bei Cryptostemma	Laufbeine bei vielen Chelonethen, Extremität III und IV bei Solifugen	Extremität V und VI bei Solifugen

Tabelle IV.

Uebersicht über die wichtigsten Beinformen der Tracheaten.

*** und o haben die gleiche Bedeutung wie in Tabelle II.**

Subcoxosternum (rudimentär)	Basipodit	Subcoxa (frei oder pleural) oder Subcoxosternum					Subcoxa mit Kopfkapsel verschmolz., selten frei (Diplop.)	Subcoxosternum	Subcoxa (Cardo)	Subcoxa (Mentum)	Subcoxa (Mentum)	Subcoxa (Cardo)
Coxa		Coxa	Coxa *	Coxa	Coxa	Coxa	Coxa o	Coxa I Coxa II	Coxa I o Coxa II o	Coxa {I o II o	Coxa I o Coxa II o	Coxa {I o II o
	Trochanter	Trochanter I u. II	Trochanter	Trochanter	Trochanter	Trochanterofemur		Trochanter	Trochanter	Trochanter		
	Femur	Femur	Femur	Femur	Femur			Femur	Femur I Femur II	Femur		
Mit oder ohne Telopodit	Tibia	Tibia	Tibia	Tibia	Tibiotarsale	Tibiotarsale		Tibia	Tibia	Tibiotarsus	Telopodit	—
	Basitarsus	1- oder mehrgliedriger Miotarsus	Basitarsus	Miotarsus				Basitarsus	Basitarsus			
	Tarsus II (1—4)		Tarsus II (1—x)					Tarsus II (1—2)	Telotarsus (2)			
	Praetarsus	Praetarsus	Praetarsus	Praetarsus	Praetarsus	Praetarsus		Praetarsus				
Freie stylus- oder cercustragende Pleopodien bei Thysanuren	Schleppbeine bei Scolopendriden und Geophiliden, Hinterbeine bei Dytisciden	Laufbeine bei Odonaten u. Trichopteren	Laufbeine d. meist. Pro- und Opisthogoneaten	Laufbeine manch. Progoneaten, Dipluren, Cocciden, Pediculiden, Mallophagen, Larvenbeine vieler hemi- und holometaboler Insekten usw.	Laufbeine bei Collembolen, Symphylen (Vorderb.), Larven d. heterophagen Coleopteren, manch. Tenthrediniden, auch bei einigen Wasserwanzen	Laufbeine b. Thysanopter.-larven, abnorm geglied. Laufbeine bei Collembolen	Mandibel aller Tracheaten	Laufbeine bei vielen Iuliden, Polydesmiden und Polyxeniden (hier ausschl. der Vorderbeine)	2. Maxille bei Machiliden, mit anders gegliedertem Telopodit auch bei vielen anderen Insekten	Labium bei vielen Orthopteren s. l. (Diplomeraten) u. ander. Insekten	Labium bei Odonaten	2. Maxille bei Odonaten und Collembolen

Tabelle V. **Uebersichtstabelle über die Körpersegmentierung der eigentlichen Arthropoden.**

Segmentzahl	Antennata						Chelicerata	
	Tracheata (= Atelocerata)				Branchiata (= Teleiocerata)		Pantopoda	Pulmonata
	Diplopoda (Polyxeniden)	Symphyla (Scolopendrelliden)	Chilopoda	Hexapoda (Machiliden)	Crustacea (Lepto- und Malacostraken)	Trilobita	Decalopoda	Scorpione
1	Augensegment	Protocerebralsegm. (augenlos)	Augensegment (embryonale Präantennen)	Augensegment	Augensegment (oft Präantennen)	Augensegment	Augensegment	Augensegment
2	Fühler	Fühler	Fühler	Fühler	1. Antennen (Antennulae)	Fühler	Cheliceren	Deuterocerebralsegment
3	Tritocerebrales Intercalarsegment (beinlos)				2. Antennen	?	Palpen	Cheliceren
4	Mandibeln	Mandibeln	Mandibeln	Mandibeln (Oberkiefer)	Mandibeln	1. Gnathopodien	Eierträger	Pedipalpen
5	Die mit d. Hypopharynx (Lingua) zum Gnathochilarium verwachsenen beiden Maxillenpaare		1. Maxillen	1. Maxillen (Paraglossen)	1. Maxillen (Maxillulae)	2. „	1. Laufbeine ♀	1. Laufbeine
6			2. Maxillen	2. Max. (Unterk.)	2. Maxillen	3. „	2. „ ♀	2. „
7	Halssegment (beinlos)	Labium	Giftfüße	Labium (Unterlippe)	1., oft labiale Kieferfüße	4. „	3. „ ♀♂	3. „
8	1. Laufbeine	1. Laufbeine		1. Laufbeine	2. Kieferfüße		4. „ ♀♂	4. „
9	2. „	2. „		2. „	3. „		5. „	Prägenitalsegm.
10	3. „ ♂♀	3. „		3. „	1. Peräopodien (Hauptschere)			Gonopodien ♂♀
11	4. „	4. „ ♂♀	15 oder mehr Laufbeinpaare, hinterstes Paar zu sogen. „Schleppbeinen" differenziert	1. Pleopodien	2. Peräopodien			Pectines
12		5. „		2. „	3. „ ♀			1. Lungenpaar
13		6. „		3. „	4. „			2. „
14	Weitere 10 oder mehr mit Ausnahme der hintersten beintragende, oft zu Doppelsegmenten vereinigte Metamere	7. „		4. „	5. „ ♂	Zahlreiche Spaltbeinpaare, die hintersten mit dem Telson zum Pygidium verschmolzen	Weitgehend reduziertes Abdomen mit terminalem	3. „
15		8. „		5. „	1. Pleopodien			4. „
16		9. „		6. „	2. „			Letztes Präabdominalsegment
17		10. „		7. „	3. „			1. Postabdominalsegment
18		11. „		8. „ ♀	4. „			2. „
19		12. „		9. „ ♂	5. „			3. „
20		Cercopodien	Gonopodien ♂♀	10. „ (Cercopodien)	6. „ (Uropodien)			4. „
21	Dreiteiliger Afterring mit Sternum und zwei oberen Afterklappen.		Dreiteiliger Afterring, 1 obere, 2 untere Afterklappen (Fig. 56)	Mittlerer Schwanzfaden	Präanalsegment (beinlos)			5. „
22				Analsegment	Analsegment (Furca, Telson)	Analsegment	After	Telson (Analsegment)

Versuchen wir endlich, die aus dem Studium der Arthropodenbeine gewonnenen Resultate in Gemeinschaft mit den gesicherten Ergebnissen der Embryologie für die Körpersegmentierung der eigentlichen Arthropoden und damit zugleich für die verwandtschaftlichen Beziehungen ihrer Klassen zu verwerten, so können wir mit einer letzten Uebersichtstabelle (Tabelle V), in der einige Vergleichspunkte (z. B. der Telsonalkomplex) noch hypothetisch bleiben mußten, unsere Betrachtungen beschließen.

Wichtigste Literatur.

***Bordage*, *1899*,** *On the probable Mode of formation of the fusion between the Femur and Trochanter in Arthropode. Ann. Mag. Nat. Hist., Vol. 111, p. 159.*

***Börner*, *1902*,** *Die Gliederung der Laufbeine der Atelocerata Heymons. Sitzber. Ges. nat. Fr. Berlin, S. 205.* — ***1903 a*,** *Mundgliedmaßen der Opisthogoneata. Ibid., S. 58.* — ***1903 b*,** *Die Beingliederung der Arthropoden. 3. Mittlg., die Cheliceraten, Pantopoden und Crustaceen betreffend. Ibid., S. 292.* — ***1903 c*,** *Kritische Bemerkungen über einige vergleichend-morphologische Untersuchungen K. W Verhoeffs. Zool. Anz., Bd. 26, S. 290.* — ***1904 a*,** *Zur Klärung der Beingliederung der Ateloceraten. Ibid., Bd. 27, S. 226.* — ***1904 b*,** *Zur Systematik der Hexapoden. Ibid., Bd. 27, S. 512.* — ***1905 a*,** *Die Gnathopoden der Uro- und Amblypygen. Ibid., Bd. 29, S. 482.* — ***1905 b*,** *Sammelreferat über die Arbeiten von 1902—1904. Zool. Centralbl., Bd. 12, S. 371.* — ***1909 a*,** *Die Tracheenkiemen der Ephemeriden. Zool. Anz., Bd. 33, S. 806.* — ***1909 b*,** *Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Ibid., Bd. 34, S. 100.*

***Carpenter*, *1903*,** *On the relationships between the classes of the Arthropoda. Proceed. R. Irish Acad., Vol. 24, S. 320.*

***Crampton*, *1909*,** *A contribution to the comparative morphology of the thoracic sclerites of Insects. Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia.*

***Dahl*, *1884*,** *Beiträge zur Kenntnis des Beines und der Funktionen der Insektenbeine. Inauguraldissertation. Kiel.*

***Dohrn*, *1881*,** *Die Pantopoden des Golfes von Neapel.*

***Dürcken*, *1907*,** *Die Tracheenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 87, Heft 3.*

***Escherich*, *1905*,** *Das System der Lepismatiden. Zoologica, Heft 43.*

***Folsom*, *1900*,** *The Development of the mouth-parts of Anurida Guér. Bull. Mus. Comparat. Zool. at Harvard College, Vol. 36, S. 87.*

***Gaubert*, *1892*,** *Recherches sur les organes des sens et sur les systèmes tégumentaire, glandulaire et musculaire des appendices des Arachnides. Ann. Sci. Nat., T. 13.*

***Gerstäcker*, *1890*,** *Crustacea, in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 5.*

***Grünberg*, *1903*,** *Die Homologie des Trochanters bei Chilopoden und Insekten, sowie über die Bedeutung sekundärer Einschnürungen am Trochanter verschiedener Insekten. Sitzber. Ges. nat. Fr. Berlin.*

***Haase*, *1889*,** *Die Abdominalanhänge der Insekten, mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morphol. Jahrb., Bd. 15.*

***Hansen*, *1893 a*,** *Organs and Characters in different Orders of Arachnids. Ent. Meddel., Vol. 4.* — ***1893 b*,** *Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz., Bd. 16, S. 193.* — ***1903*,** *The Genera and Species of the order Symphyla. Quart. Journ. Microsc. Sciense, Vol. 47, part. 1.*

***Heymons*, *1896 a*,** *Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anhang z. d. Abhandl. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin.* — ***1896 b*,** *Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. Morphol. Jahrb., Bd. 24.* — ***1897*,** *Mitteilungen über die Segmentierungen und den Körperbau der Myriopoden. Sitzber. Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss.* — ***1898*,** *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 62, S. 621.* — ***1899*,** *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Acta, Bd. 74, S. 410.* — ***1901*,** *Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica, Heft 13.* — ***1904*,** *Die Hinterleibsanhänge der Libellen und ihrer Larven. Annal. k. k. Naturh. Hofmuseums, Bd. 19, S. 21.*

***de Meijere*, *1901*,** *Ueber das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden. Zool. Jahrb., Bd. 14.*

Meisenheimer, 1902, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. I. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 72, S. 191.*
Nassonow, 1887, *Ueber die Morphologie der niederen Insekten: Lepisma, Campodea und Podura. Arb. aus d. Zool. Museum d. Univ. Moskau, Bd. 3. (Russisch, man vgl. namentlich S. 58.)*
Packard, 1882, *On the homologies of the Crustacean Limb. Americ. Naturalist, Vol. 16.*
Pappenheim, 1903, *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Dolomedes fimbriatus, mit besonderer Berücksichtigung der Bildung des Gehirns und der Augen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 74, S. 109.*
Patten *and* **Redenbaugh, 1902,** *Studies on Limulus, II. Journ. Morph., Vol. 16.*
Prell, 1912, *Beiträge zur Kenntnis der Proturen. III. Zool. Anz., Bd. 40, S. 34.*
Silvestri, 1903, *Classis Diplopoda. Vol. I in: Acari Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Portici.*
Verhoeff, 1901, *Beiträge zur Kenntnis paläarktischer Myriopoden, XVI. Nova Acta, Bd. 77, No. 5.* — **1902 a,** *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Thorax der Insekten mit Berücksichtigung der Chilopoden. I. Ibid., Bd. 81, No. 2.* — **1902 b,** *Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. Zool. Anz., Bd. 26.* — **1903 a,** *Ueber Tracheatenbeine, 2. Aufsatz: Trochanter und Praefemur. Ibid., Bd. 26.* — **1903 b,** *do.: 3. Aufsatz: Progoneata. Sitzber. Ges. nat. Fr. Berlin.* — **1903 c,** *do.: 4. und 5. Aufsatz: Chilopoda und Hexapoda. Nova Acta, Bd. 81, No. 4.*
Thiele, 1905, *Betrachtungen über die Phylogenie der Crustaceenbeine. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 82, S. 445.*
Voss, 1904/1912, *Ueber den Thorax von Gryllus domesticus. (Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.) I.—V. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bände 78 und 95.*
Walton, 1900, *The basal segments of the Hexapod leg. Americ. Naturalist, Bd. 34.*

Durchgehende Figurenbezeichnungen.

Die Figuren sind Originale oder aus früheren Arbeiten des Verfassers entnommen.

abd.co (*ant.*, *post.*) Abductor coxae (anterior, posterior).
add.co Adductor coxae.
add.ent.sco Adductor enditi subcoxae.
a.m.p. Adductor mandibulae posticus.
a.m.t. „ „ tentoricus.
At$(_{1,2})$ Antenne (I, II).
Basta Basitarsus.
Co$(_{1,2})$ Coxa (I, II).
d.co$(_{1,2})$ Depressor coxae (I, II).
d.fe$(_{1,2})$ „ femoris (I, II).
d_1*fe* „ „ accessorius.
d.sco „ subcoxae.
d.tr, *tr*(*fe*) „ trochanteris, trochanterofemoris.
d_1*tr* „ trochanteris subcoxalis an sternalis.
Enpt Endopodit.
Ent Endit.
Eppt Eppipodit.
e.pr Extensor praetarsi.
e.ta$(_{1,2})$ Extensor tarsi (I, II).
e.ti Extensor tibiae.
Expt Exopodit.
Fe$(_{1,2})$ Femur (I, II).
f.pr.acc., *inf.*, *prox.*, *sup.*, *tr.* Flexor praetarsi accessorius, inferior, proximus, superior, trochanteralis.
f.ta$(_{1,2})$ Flexor tarsi (I, II).
f.ti Flexor tibiae (patellae).
go Gonopod.
lbr Labrum.
l.co$(_{1,2})$ Levator coxae (I, II).
l_1co_1 „ „ subcoxalis (Fig. 8).
l.e Lobus externus maxillarum (= Coxa II).
l.i „ internus „ (= Coxa I).
l.fe$(_{1,2})$ Levator femoris (I, II).
l.sco „ subcoxae.
l$(_{1,2})$ *tr* „ trochanteris (lateralis, medius).
m.abd.co abd.co.
m.add.co. (*ant.*, *post.*) = *add.co* (anterior, posterior).
m.add.sco Adductores subcoxales.
mand Mandibel.
m.enpt. Endopoditmuskel.
m.expt. (*lat.*, *med.*) (äußerer und innerer) Exopoditmuskel.
m$(_{1-2})$*l.e* Musculi lobi externi maxillarum
m$(_{1-3})$*l.i* „ „ interni „
mp Mandibularpalpus.
m.palp Palpusmuskel.
Pa Patella (= Tibia I).
p.co Promotor coxae.
p.fe „ femoris.
Pr Praetarsus.
p.sco Promotor subcoxae.
p.ta$(_{1})$ Promotor tarsi (I).
p.ti Promotor tibiae (II).
r.co$(_{1})$ Remotor coxae (I).
r.fe$(_{1,2})$ „ femoris (I, II).

r.m. (*a.*, *p.*) Remotor mandibulae (anterior, posterior).
rot.co($_1$) Rotator coxae (I).
r.sco Remotor subcoxae.
r.ta($_1$) „ tarsi I (basitarsi).
r.ti „ tibiae II.
r.tr($_{1,2}$) „ trochanteris (I, II).
Sco Subcoxa.
stern Sternum.
stern.apt. sternales Apotom (= Sternum des Intersegments).
sti Stigma
Ta($_{1-3}$) Tarsus (I—III).
Telpt Telopodit.
tels Telson (Analsegment).
Telta Telotarsus.
tent Tentorium.
terg Tergum.
Ti($_{1,2}$) Tibiae (I, II).
Tita Tibiotarsus (= Metapodit).
Titas Tibia einschließlich tarsaler Abschnitte.
Tr($_{1,2}$) Trochanter (I, II).
Trfe Trochanterofemur (= Mesopodit).
valv.anal. (*dors.*, *lat.*) Valvula analis (dorsalis, lateralis).
zgm Zungenmuskel (Fig. 32, 33).

Inhaltsverzeichnis.

Abgeschlossen im März 1914.

Verweisungen auf Angaben im Text und auf Figuren, die sich auf solche Arthropodenformen beziehen, welche **bei praktischen Kursen in den zoologischen Laboratorien** am häufigsten zur Untersuchung gelangen.

A. Potamobius.

Systematische Stellung S. 15.
Kopfgliedmaßen Fig. 201—206 S. 65.
Rumpfextremitäten Fig. 207—214 S. 65.
Respirationsorgane Fig. 215 S. 68. Fig. 216 S. 70.
Muskulatur Fig. 222 S. 81.
Bewegungsmechanismus des Abdomens Fig. 224 u. 225 S. 83 (Decapode).
Bewegungsmechanismus der Schere Fig. 226 u. 227 S. 84 (Decapode).
Innere Anatomie des Männchens Fig. 228 S. 86.
Nervensystem Fig. 240 S. 100.
Herz Fig. 262—264 S. 131.
Geschlechtsorgane Fig. 288 u. 289 S. 192.
Ontogenie Fig. 350—353 S. 220—223.

(Limulus s. Merostomata S. 253 ff.)

B. Scorpio.

Systematische Stellung S. 270.
Aeußere Organisation S. 274. Fig. 2 S. 275.
Giftdrüse S. 289. Fig. 11 A u. B S. 289.
Nervensystem S. 290. Fig. 12 S. 291. Fig. 16 S. 293.
Sinnesorgane: a) Augen S. 294. Fig. 17 u. 18 S. 294 u. 295; b) Sinnesorgane der Kämme S. 298. Fig. 23 S. 299.
Darmkanal S. 300 u. 302. Fig. 24 S. 300.
Herz S. 307. Fig. 29 A S. 306.
Atmungsorgane S. 310. Fig. 34 S. 312 (Fächertrachee eines Scorpioniden).
Geschlechtsorgane S. 318. Fig. 40 A S. 318. Fig. 41 A S. 319.
Ontogenie S. 325. Fig. 46 S. 327.
Literatur S. 339 u. 348.

(Peripatus s. Protracheata S. 351 ff.)

C. Lithobius.

Systematische Stellung S. 375.
Kopfgliedmaßen S. 378. Fig. 3 S. 379.
Rumpfgliedmaßen S. 380. Fig. 5 S. 380 (zugleich innere Anatomie bei eröffneter Bauchseite zeigend).
Nervensystem S. 387. Fig. 11 u. 12 S. 387.
Sinnesorgane: a) Augen S. 389. Fig. 13 S. 390. b) Tastorgane S. 391. Fig. 15 S. 391.
Geschlechtsorgane S. 399. Fig. 24 A u. B S. 400.

D. Orthoptera.

Systematische Uebersicht S. 416.
Kopfgliedmaßen Fig. 2—5 S. 426—428 (Blatta).
Gehirn Fig. 30 A u. B S. 455 (Blatta).
Tympanalorgan Fig. 44 S. 485 (Acridium). Fig. 45 u. 46 S. 486 (Locusta). Fig. 47 S. 488 (Decticus).
Speichelapparat Fig. 70 S. 505 (Blatta).
Rückengefäß Fig. 75 S. 516 (Bacillus).
Geschlechtsorgane Fig. 86 S. 533 (Blatta ♀).

E. Coleoptera.

Systematische Uebersicht S. 418.
Kopfgliedmaßen Fig. 6 A—C S. 430 u. 431 (Creophilus). Fig. 7 A u. B S. 431. (Oryctes, Larve). Fig. 8 S. 432 (Cybister, Larve).
Sympathisches Nervensystem Fig. 37 S. 463 (Dytiscus).
Darmkanal Fig. 53 S. 493 (Carabus). Fig. 64 S. 500 (Oryctes, Larve).
Luftampullen Fig. 81 A u. B S. 525 (Oryctes).
Geschlechtsorgane Fig. 88 S. 534 (Dytiscus ♀). Fig. 91 S. 538 (Mylabris ♀). Fig. 97 A u. B. S. 545 (Mylabris ♂). Fig. 98 S. 546 (Oryctes ♂). Fig. 99 B S. 549 (Zophosis — bipolares Spermienbündel —). Fig. 100 S. 550 (Mylabris — bipolares Spermienbündel —). Fig. 103 S. 557 (Cissites — männliches Begattungsorgan —).
Embryonalentwicklung Fig. 106—109 S. 560—564 (Hydrophilus).
Metamorphose Fig. 111 S. 576 (Cissites).

Figurenverzeichnis.

Trilobita.

Crustacea.

Merostomata.

Arachnoidea.

Protracheata.

Myriapoda.

Hexapoda.

Pantopoda.

Tardigrada.

Gliedmaßen der Arthropoden.

Index.

Abkürzungen.

Acar. = Acarina.
Amphip. = Amphipoda.
Anisop. = Anisopoda.
Anomostr. = Anomostraca.
Arachn. = Arachnoidea.
Aran. = Araneidea.
Branch. = Branchiura.
Chilop. = Chilopoda.
Cirrip. = Cirripedia.
Cladoc. = Cladocera.
Coleopt. = Coleoptera.
Collemb. = Collembola.
Copep. = Copepoda.
Crust. = Crustacea.
Decap. = Decapoda.
Dichelop. = Dichelopoda.
Dipl. = Diplopoda.
Dipt. = Diptera.
Gliedm. Arthr. = Gliedmaßen der Arthropoden.
Hexap. = Hexapoda.
Hymenopt. = Hymenoptera.
Isop. = Isopoda.
Isopt. = Isoptera.
Lepidopt. = Lepidoptera.
Leptostr. = Leptostraca.
Linguat. = Linguatulida.
Merostom. = Merostomata.
Myr. = Myriapoda.
Neuropt. = Neuroptera.
Orthopt. = Orthoptera.
Ostrac. = Ostracoda.
Pantop. = Pantopoda.
Paurop. = Pauropoda.
Pedip. = Pedipalpi.
Phalang. = Phalangidea.
Phyllop. = Phyllopoda.
Phyllostr. = Phyllostraca.
Protr. = Protracheata.
Pseudoscorp. = Pseudoscorpionidea.
Rhynch. = Rhynchota.
Schizop. = Schizopoda.
Scorp. = Scorpionidea.
Solpug. = Solpugidea.
Stomatop. = Stomatopoda.
Tardigr. = Tardigrada.
Thysan. = Thysanura.
Thysanopt. = Thysanoptera.
Trilob. = Trilobita.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 4915

Naturwissenschaftliche Wochenschrift

Begründet von Prof. Dr. **H. Potonié**

Herausgegeben von Prof. Dr. **H. Miehe** in Berlin

1921 erscheint Band 36 (neue Folge Bd. 20)

Preis: vierteljährlich Mark 12.50

Verlag von Gustav Fischer In Jena.

In wissenschaftlicher und doch für einen jeden Gebildeten verständlicher Weise sucht die „Naturwissenschaftliche Wochenschrift" der Allgemeinheit das zugänglich zu machen, was die Gegenwart auf naturwissenschaftlichen Gebieten bringt. Sie will Mittlerin sein für alle diejenigen, die sich nach den Studienjahren mit ihren reichen Bildungsmöglichkeiten und starken und vielfältigen Anregungen sich in einen Kreis versetzt sehen, der ihnen auf naturwissenschaftlichem Gebiete im allgemeinen nur ungenügende Anregungen zu bieten vermag. Die Naturwissenschaftliche Wochenschrift gewährt eine

Uebersicht über die wichtigsten naturwissenschaftlichen Erscheinungen

unserer Zeit und hält den großen Kreis der naturwissenschaftlich Gebildeten und Interessierten, die an den Fortschritten und neuen Ideen teilnehmen und sich geistige Selbständigkeit und Frische bewahren wollen, mit den Naturwissenschaften in steter und enger Berührung.

Sie erreicht ihr Ziel durch Veröffentlichung von Aufsätzen über eigene Forschungen, sofern sie für weitere Kreise ein Interesse haben, ferner durch Zusammenfassungen über bestimmte Forschungsgebiete, sowie durch kleinere Mitteilungen über die neuesten Fortschritte in den verschiedenen Disziplinen der Wissenschaft. Ueberall ist das Wisentliche möglichst klar und einfach herausgearbeitet, damit es dem naturwissenschaftlich Laien, d. h. dem Nichtspezialisten, verständlich wird. In diesem Sinne ist die Wochenschrift populär. Das Verständnis wird durch Beigabe von Abbildungen zu erleichtern versucht.

Die „Naturwissenschaftliche Wochenschrift" bietet im Einzelnen also

1) Original-Artikel

von hervorragenden Forschern und tüchtigen Gelehrten (zum Teil mit Abbildungen).

In jeder Nummer erscheinen **2) Berichte**

über wichtige neuere und allgemein interessante Publikationen, Forschungsergebnisse und Entdeckungen in den verschiedenen Gebieten der Naturwissenschaften, also in der Astronomie, Physik, Chemie, Botanik, Zoologie, Anthropologie, Geologie, Paläontologie, Geographie, Physiologie usw. Auch von diesen Berichten sind manche mit Abbildungen versehen.

Besonderes Gewicht wird auf sorgfältige und kritisierende

3) Bücherbesprechungen

gelegt. Von sachkundigen Rezensenten wird die große Mehrzahl der für einen weiteren Leserkreis in Betracht kommenden Bücher und auch ein guter Teil Publikationen von mehr speziellem wissenschaftlichen Interesse besprochen.

Ferner wird dem Leser in einer Abteilung „Anregungen und Antworten" Gelegenheit gegeben,

4) Auskunft über wissenschaftliche Fragen

zu erhalten oder selber Anregungen und Beobachtungen mitzuteilen.

Um eine Vorstellung von dem Inhalt zu geben, sei hier ein Auszug aus den Veröffentlichungen der letzten Jahre angefügt.

Original-Artikel:

Aufbau und geologische Geschichte der Sinaihalbinsel. Von Walter Hoppe, Leipzig. [21 : 14]

Zur Bildung der Braunkohlenflöze und Oekologisches über den Braunkohlenwald. Von Dr. R. Potonié, Berlin. Mit 1 Abbild. [21 : 15]

Pflanze und Elektrizität. Von Dr. Friedl Weber, Graz. [21 : 16]

Eine neue Einteilung der Pflanzengesellschaften. Von Prof. Dr. Friedrich Vierhapper, Wien. [21 : 18]

Die Grundtypen der gesetzmäßigen Vererbung. Von Prof. Dr. Heinr. Prell, Tübingen. Mit 4 Abbild. [21 : 20]

Hundert Jahre Phytopaläontologie in Deutschland. Von Jul. Schuster, Berlin. [21 : 21]

Ueber den Kreislaufprozeß des Wassers. Von Prof. Dr. Fr. Nölke, Bremen. [21 : 21]

Zur Ausgestaltung der Schädlingsbekämpfung. V. Prof. Dr. J. Wilhelmi, Berlin-Dahlem. [21 : 21]



